

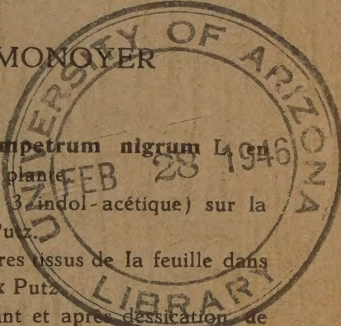
ARCHIVES

DE

L'INSTITUT DE BOTANIQUE

sous la direction des

Prof. Ray. BOUILLENNE & A. MONOYER

- 
1. P. PREVOT : Accumulation du brome par *Empetrum nigrum* L. en rapport avec les phases de développement de cette plante.
 2. P. PREVOT : Influence de l'hétéroauxine (acide 3-indol-acétique) sur la néoformation des bourgeons chez *Begonia Rex* Putz.
 3. P. PREVOT : Relation entre l'épiderme et les autres tissus de la feuille dans la néoformation des bourgeons chez *Begonia Rex* Putz.
 4. N. CRUCIFIX & A. CLOSSET : Imbibition, avant et après dessiccation de la tourbe du plateau de la Baraque Michel.
 5. R. & M. BOUILLENNE : Contribution à l'étude des facteurs de la néoformation et de la croissance des racines. Rhizocaline, hétéroauxine, acides aminés, vitamine B₁.
 6. L. DELARGE : Cultures de méristèmes radiculaires *in vitro*. Les variations individuelles et leur signification physiologique.
 7. H. WELSCH : Le problème de la polymérisation de l'eau et la mutarotation du glucose.
 8. P. PREVOT : La néoformation des bourgeons chez les végétaux.

LEJEUNIA — Bulletin des Botanistes Liégeois. (Tome II).

9. Fasc. 1. A. MARECHAL : Compte-rendu des excursions phanérogamiques organisées en 1937 par le Cercle de Botanique Liégeois.
10. Fasc. 2. A. MONOYER : Influence du jus frais de betteraves sur la croissance de la gomme des sucreries.
11. Fasc. 3. A. MARECHAL : Florule de Liège (Intra muros).
12. Fasc. 4. A. MONOYER : Contribution à l'anatomie du genre *Ephedra*.
13. Fasc. 5. A. MONOYER : Les faisceaux acrolisés des Gnétales.
14. Fasc. 6. A. MONOYER : Complication du type vasculaire des *Ephedra* par multiplication des plans de symétrie chez un même individu.
15. Fasc. 7. F. DARIMONT : Dispersion de *Empetrum nigrum* L. en Belgique.

Editions R. DEHANTSCHUTTER
LIÈGE

1939

0.6
1
5

LES ÉTABLISSEMENTS

HENKART, VAN VELSEN & LAOUREUX

Société Anonyme au Capital de 5.000.000 de francs.

Succursale : LIÉGE, 11, rue des Carmes

Ancienne Firme LAOUREUX & Cie

Succursale : ANVERS, 70, Champ Vleminck

Siège social : BRUXELLES, 155, Rue de Laeken.

INSTALLATIONS COMPLÈTES DE LABORATOIRES
PRODUITS CHIMIQUES PURS POUR L'ANALYSE
VERRERIES ET APPAREILS DE CHIMIE
APPAREILS SPÉCIAUX : MICROSCOPIE, BACTÉRIOLOGIE.
PHYSIOLOGIE
APPAREILS POUR L'ESSAI DES MATÉRIAUX
MÉTALLOGRAPHIE, SPECTROGRAPHIE
FOURS ET BRULEURS « MEKER »
APPAREILS DE MESURES ÉLECTRIQUES
INSTRUMENTS POUR INGÉNIEURS
EXPORTATION

Documentation et Devis gratuits sur demande.

ARCHIVES
DE
L'INSTITUT DE BOTANIQUE
DE
L'UNIVERSITÉ DE LIÈGE



Digitized by the Internet Archive
in 2025

ARCHIVES

DE

L'INSTITUT DE BOTANIQUE

sous la direction des

Prof. Ray. BOUILLENNE & A. MONOYER

-
1. P. PREVOT : Accumulation du brome par *Empetrum nigrum* L. en rapport avec les phases de développement de cette plante.
 2. P. PREVOT : Influence de l'hétéroauxine (acide 3-indol-acétique) sur la néoformation des bourgeons chez *Begonia Rex* Putz.
 3. P. PREVOT : Relation entre l'épiderme et les autres tissus de la feuille dans la néoformation des bourgeons chez *Begonia Rex* Putz.
 4. N. CRUCIFIX & A. CLOSSET : Imbibition, avant et après dessiccation, de la tourbe du plateau de la Baraque Michel.
 5. R. & M. BOUILLENNE : Contribution à l'étude des facteurs de la néoformation et de la croissance des racines. Rhizocaline, hétéroauxine, acides aminés, vitamine B₁.
 6. L. DELARGE : Cultures de méristèmes radiculaires *in vitro*. Les variations individuelles et leur signification physiologique.
 7. H. WELSCH : Le problème de la polymérisation de l'eau et la mutarotation du glucose.
 8. P. PREVOT : La néoformation des bourgeons chez les végétaux.

LEJEUNIA — Bulletin des Botanistes Liégeois. (Tome II).

9. Fasc. 1. A. MARECHAL : Compte-rendu des excursions phanérogamiques organisées en 1937 par le Cercle de Botanique Liégeois.
10. Fasc. 2. A. MONOYER : Influence du jus frais de betteraves sur la croissance de la gomme des sucreries.
11. Fasc. 3. A. MARECHAL : Florule de Liège (Intra muros).
12. Fasc. 4. A. MONOYER : Contribution à l'anatomie du genre *Ephedra*.
13. Fasc. 5. A. MONOYER : Les faisceaux acrolisés des Gnétales.
14. Fasc. 6. A. MONOYER : Complication du type vasculaire des *Ephedra* par multiplication des plans de symétrie chez un même individu.
15. Fasc. 7. F. DARIMONT : Dispersion de *Empetrum nigrum* L. en Belgique.

Editions R. DEHANTSCHUTTER
LIÈGE

—
1939

Correspondances et Echanges :

Dr. P. C. PREVOT, Secrétaire des Archives

Rue Fusch, 3, Liège (Belgique).

ACCUMULATION DU BROME PAR *EMPETRUM NIGRUM* L. EN RAPPORT AVEC LES PHASES DE DÉVELOPPEMENT DE CETTE PLANTE

PAR **Pierre PREVOT**,

Assistant à l'Institut de Botanique de l'Université de Liège.

I. INTRODUCTION

Avant de donner les résultats de nos dernières expériences sur l'accumulation du brome par les feuilles d'*Empetrum nigrum* L., il nous paraît intéressant de situer ce travail dans l'ensemble des recherches sur la perméabilité.

La perméabilité est une des plus importantes propriétés de la cellule vivante. En effet, les phénomènes de perméabilité règlent les échanges non seulement entre le milieu extérieur et le milieu intra-cellulaire, mais aussi entre les cellules du même organisme. Ils interviennent comme un facteur important dans presque toutes les questions de physiologie.

Depuis les travaux classiques de DE VRIES, les chercheurs se sont principalement placés à un point de vue physico-chimique. On a essayé d'établir des équations entre le milieu extérieur, le protoplasme et le milieu cellulaire ; on a tenté d'expliquer l'entrée et la sortie des substances organiques ou inorganiques par des phénomènes d'osmose, de vitesse des ions, d'électrocapillarité, de potentiel de membranes etc. Certains (Osterhout et Kameiling 6-1934) ont même construit des « modèles » artificiels avec lesquels ils essaient d'expliquer ce qui se passe dans la cellule vivante.

Nous ne nions pas l'intérêt et l'importance de ces travaux qui ont fourni des résultats précieux non seulement dans le domaine de la physiologie, mais aussi dans celui de la physique. Nous pensons même que les progrès de la science permettront finalement de découvrir les phénomènes physico-chimiques qui sont à la base des réactions de l'organisme.

Il nous semble cependant prématuré, dans l'état actuel de nos connaissances, de vouloir ramener les phénomènes d'un organisme vivant à des lois physico-chimiques relativement simples.

Certes, nous n'avons pas l'intention de défendre l'idée stérilisante d'une mystérieuse « force vitale ». Mais le point de vue « mécaniste » menace de conduire le problème de la perméabilité dans une impasse.

Dans ces dernières années, les recherches sur la perméabilité ont été orientées dans deux voies nouvelles qui nous promettent d'apporter des indications intéressantes sur le problème.

HOAGLAND (4-1936), STEWARD (9-1936) et leurs collaborateurs sont partis de l'idée qu'une accumulation d'ions dans le suc cellulaire en concentration 100 ou 200 fois plus forte que celle du milieu externe demande un certain travail, donc une dépense d'énergie, et que c'est la cellule qui doit fournir l'énergie nécessaire à cette accumulation contre un gradient de concentration.

Ils ont été tout naturellement amenés à rechercher les relations entre métabolisme et accumulation. Ils ont ainsi mis en évidence, pour des cellules d'organismes végétaux très variés (depuis *Nitella* jusqu'aux cellules du tubercule de pommes de terre) une relation très nette entre la capacité d'accumulation et le métabolisme de la plante. Élargissant cette conception, STEWARD (9-1936-p. 346) écrit : « ...salt accumulation is essentially a property of cells possessing certain other attributes in addition to high respiration. In storage tissues, these additional metabolic properties are best indicated, at present, by the fact that for rapid accumulation cells must also retain the ability to grow and divide ».

D'un autre côté, ACHROMEIKO (1-1936) en se basant sur la conception du développement phasique des plantes de LYSENKO (5-1932), a montré que chez les végétaux il y a deux courants en sens opposés pour la translocation des substances minérales, et que la prédominance d'un sens de translocation sur l'autre est en relation avec la phase de vie du végétal. Notre note antérieure (7-1937) a attiré l'attention sur l'importance jouée par la phase de vie du végétal dans les phénomènes d'absorption et d'accumulation des ions minéraux.

Dans ces travaux (HOAGLAND et STEWARD — ACHROMEIKO) on ne considère donc pas la cellule vivante dans l'une de ses propriétés, (par exemple la perméabilité) mais dans l'ensemble de ses propriétés, dans leurs interactions et leur évolution avec le développement du végétal. Les points de vue de HOAGLAND et STEWARD d'un côté, de ACHROMEIKO de l'autre, se rejoignent d'ailleurs ainsi que le montrent les expériences de BOUILLENNE et DEMARET (2-1935) qui mettent en évidence les relations entre respiration, teneur en eau et phase de développement du végétal.

C'est en nous plaçant à ce double point de vue : croissance et phases de développement, que nous avons réalisé les expériences rapportées dans cette note.

II. TECHNIQUE GÉNÉRALE.

Nous nous plaçons dans les conditions d'expérience déjà décrites (7-1937). Toutefois, l'état physiologique du matériel utilisé (feuilles d'*Empetrum nigrum* L.) est différent et sera précisé plus loin.

Comme précédemment, nous avons utilisé des rameaux d'*Empetrum* aussi semblables que possible, dont la base amputée de ses feuilles plonge dans une solution de $\text{KBr } 5 \times 10^{-3}\text{N}$.

Les résultats sont exprimés en milliéquivalents de Br^- par 1000 gr. de substance fraîche.

III. EXPÉRIENCES.

Expérience n° 1. (du 24-3-37 au 2-4-37).

Elle est entièrement réalisée au laboratoire de la Station Scientifique de l'Université de Liège au Mont Rigi. Les jours qui précèdent la récolte du matériel, la fagne de Clefay (1), où *Empetrum* est cueilli, était recouverte de neige. Celle-ci était fondue au moment de la récolte.

Les feuilles d'*Empetrum* sont rouge violacé dans les parties orientées vers le haut et qui ont été au contact de la neige (action du froid ?). Elles sont vertes en dessous (v. fig. 1). Dans nos expériences précédentes au contraire, ces feuilles étaient entièrement vertes. A l'aisselle des feuilles, se trouvent de nombreux mamelons globuleux, d'environ 1mm. de diamètre. La dissection de ces bourgeons encore fermés montre qu'il s'agit de boutons floraux. 160 heures après le début de l'expérience, certains de ces boutons s'entrouvent et commencent à s'épanouir.

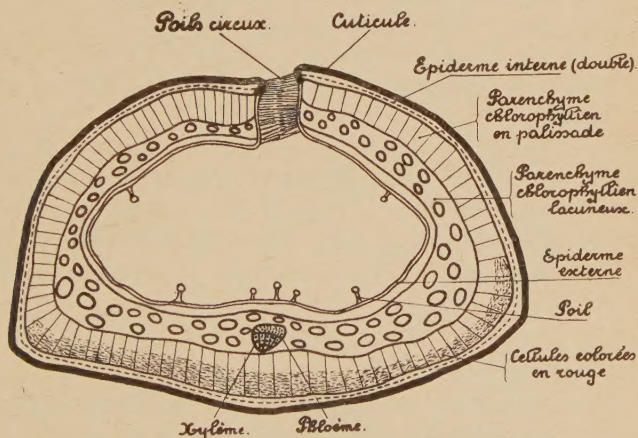


FIG. 1. — Coupe transversale dans une feuille d'*Empetrum nigrum* L.

A différents intervalles de temps, les feuilles sont enlevées de quelques rameaux plongeant dans la solution de KBr . Elles sont pesées et leur contenu en Br^- est déterminé.

(1) C'est dans la même fagne que nous avons précédemment pris nos plantes. Les caractéristiques de cette fagne sont données dans la note de Bouillenne et Prevot (3-1931).

181 H 30 après le début de l'expérience, nous avons également dosé le Br^- dans les boutons encore fermés qui se trouvent à l'aisselle des feuilles.

LE TABLEAU I EXPRIME LES RÉSULTATS :

Temps en heures après le début de l'expérience	$\text{Br} \times 10^{-3}$ équiv. 1000 gr. P. F.	Observations
35 H 30	0,6	
63 H 15	2,0	
87 H.	4,0	
114 H.	10,4	
131 H. 45	11,3	
158 H. 30	11,3	
	→	Les boutons commencent à s'épanouir.
181 H. 30	{ 18,7 13,8	Analyse des boutons encore fermés : traces de Br.
203 H. 15	→ 14,6	

Ce tableau montre que, 114 H. après le début de l'expérience, l'absorption du Br^- par les feuilles est arrivée à un plateau : 10 à 11 milliéquivalents de Br^- ont été accumulés.

Nous attirons spécialement l'attention sur l'augmentation du contenu en Br^- des feuilles lors du début de l'épanouissement des boutons. Ce résultat sera analysé avec ceux de l'expérience 2.

La différence considérable observée pour le même dosage 181 H. 30 après le début de l'expérience (18,7 et 14,8 milliéquivalents) s'explique par le fait que tous les rameaux utilisés à ce moment là ne sont pas au même stade de développement, certains rameaux ayant leurs boutons qui commencent à s'épanouir alors que d'autres ont leurs boutons encore fermés. Les boutons encore fermés n'ont absorbé que des traces de Br^- .

Expérience N° 2 (du 2-4-37 au 19-4-37).

Comme pour l'expérience 1, les plantes ont été cueillies dans la fagne de Clefay. Celle-ci était également couverte de neige les jours précédant la récolte du matériel. De nouveau les feuilles étaient rouges du côté supérieur et vertes en dessous. De nombreux bourgeons floraux globuleux se trouvaient à l'aisselle des feuilles.

Même technique que dans l'expérience 1. Cependant, les dosages sont chaque fois effectués sur 3 lots de feuilles aussi semblables que possible, tandis que nous ne disposions que d'un lot de feuilles dans l'expérience précédente. En outre, nous suivons également l'accumulation du Br^- par les boutons.

Les résultats sont donnés par le Tableau II, qui renseigne aussi les modifications présentées par le matériel au cours de l'expérience.

TABLEAU II.

Temps en heures depuis le début de l'expérience	Br absorbé par les feuilles	Br absorbé par les boutons	Observations
44 H. 15	0	Traces	Les boutons sont encore fermés
88 H. 45	6,8	5,0	Beaucoup de boutons sont entrouverts
136 H. 45	14,2	17,6	Presque toutes les fleurs sont en anthèse
189 H. 45	22,6	37,6	Les bourgeons terminaux commencent à se développer.
233 H.	41,2	60,5	Les pistils gonflent. Les étamines sont fanées.
285 H.	35,1	56,6	
333 H.	35,7	61,3	Les feuilles commencent à se faner.
384 H.	34,6	61,2	La plupart des feuilles sont fanées.

Remarque : Les résultats pour les feuilles sont les moyennes de 3 dosages différents. Les résultats sont exprimés en milliéquivalents de Br⁻ par 1000 gr. de substance fraîche.

Nous voyons que :

- 1° Pour les feuilles comme pour les boutons, l'accumulation du Br arrive à un plateau 233 H. après le début de l'expérience.
- 2° Ce plateau est beaucoup plus élevé pour les boutons que pour les feuilles.

IV. ANALYSE DES RÉSULTATS.

Le matériel des deux expériences est pris au même endroit (la fagne de Clefay), dans des conditions similaires (dans les deux cas, il a neigé avant la récolte du matériel), à peu près au même moment de l'année (mars et avril). Les rameaux sélectionnés sont aussi semblables que possible. Cependant, nous constatons une différence très nette dans la faculté d'accumulation du Br⁻ par les feuilles analysées dans les deux expériences.

Cette différence peut, à première vue, être attribuée à l'action de la température du laboratoire, un peu plus élevée en avril qu'en mars.

En effet, il est normal de supposer qu'une température plus élevée amène des activités métaboliques plus fortes, provoquant ainsi une accumulation du Br plus con-

sidérable (1). Nous pensons cependant que la différence observée doit être attribuée à un facteur interne sur lequel nous avons déjà attiré l'attention : la phase de développement de la plante.

Dans l'expérience 1, les plantes viennent de sortir de leur long repos hivernal. Les boutons sont restés fermés pendant presque toute la durée de l'expérience. Dans l'expérience 2, peut-être sous l'action activante de la température du laboratoire, *Empetrum* entre dans une phase de vie plus intense. Les boutons s'ouvrent, les fleurs émettent leur pollen ; il y a fécondation et gonflement du pistil. Ces phénomènes de sexualité sont accompagnés par le développement du méristème terminal qui avait arrêté sa croissance pendant l'hiver. Dans l'expérience 1, nous n'avons constaté aucun développement du méristème terminal.

La validité de cette interprétation est confirmée par l'examen de l'expérience 1 (Tableau 1). Nous voyons que l'accumulation du Br se maintient au même plateau pendant 44 heures (de 114 à 158 H. 30). Dès que les boutons commencent à s'épanouir et *sans augmentation de la température du laboratoire*, ce plateau est relevé de 40 % environ.

Notre interprétation est également renforcée par le fait que, 181 h. après le début de l'expérience, des boutons fermés n'ont absorbé que des traces de Br, alors que des boutons épanouis ont absorbé environ 35 milliéquivalents de Br⁻ après le même laps de temps.

Nous attirons enfin l'attention sur l'accumulation manifestée par les boutons au cours de l'expérience 2. Le contenu en brome des boutons est nettement plus élevé que celui des feuilles des mêmes rameaux. Cette accumulation intense par les boutons se produit au cours de leur épanouissement. Lorsque ce dernier est terminé, l'accumulation du Br⁻ arrive à un plateau.

Ces résultats confirment une fois de plus les observations de HOAGLAND (1936-4), STEWARD (1936-9) et les nôtres (1936-7) sur les relations entre accumulation et croissance.

La comparaison des résultats rapportés dans cette note à ceux que nous avons obtenus l'année précédente met bien en évidence l'importance de la phase de développement de la plante dans les phénomènes d'accumulation des ions.

La fig. 2 indique l'accumulation du Br⁻ à 4 époques différentes de l'année : mars — avril — juillet — octobre.

Ces 4 époques correspondent à 4 phases différentes du développement de la plante.

1) *Mars* : sortie du repos hivernal — le méristème terminal n'a pas encore repris sa croissance — les boutons sont fermés. PLATEAU D'ACCUMULATION : 15 milliéquivalents.

2) *Avril* : entrée en végétation active — les boutons s'épanouissent — anthèse, fécondation des pistils. PLATEAU D'ACCUMULATION : 35 milliéquivalents.

(1) Voir notre note précédente 7-1937, p. 10, pour les relations entre accumulation et métabolisme.

3) *Juillet* : phase végétative active — les rameaux portent d'abondants fruits murs. PLATEAU D'ACCUMULATION : 35 *milliéquivalents*.

(4) *Octobre* : entrée en repos hivernal — apparition de nombreuses radicelles blanches sur les vieilles racines subérisées.

PLATEAU D'ACCUMULATION : 20 *milliéquivalents*.

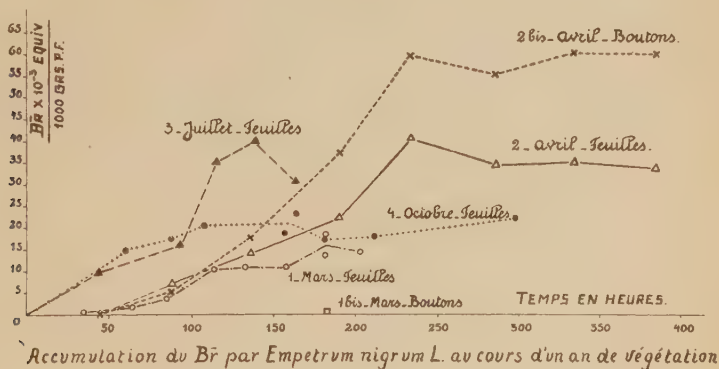


FIG. 2.

La fig. 2 met en évidence les points suivants :

1° Toutes les courbes présentent un palier d'accumulation (1).

2° Le palier d'accumulation est en rapport avec la phase de développement de la plante : à un palier élevé correspond une phase de développement actif et inversement.

3° L'influence de la température est secondaire puisque la température est plus élevée en juillet qu'en avril et que le plateau d'accumulation est le même.

4° Le décalage dans le zéro des ordonnées pour les courbes 1 et 2 s'explique par le fait que les plantes expérimentées viennent d'une fagne recouverte de neige et qu'il faut un certain temps pour que ces plantes reprennent leur activité sous l'effet de la température du laboratoire.

5° Les changements de phase qui se traduisent *extérieurement* de mars à avril par le développement des *boutons* et les phénomènes de sexualité, correspondent à des modifications *internes* que les variations dans le potentiel d'accumulation des *feuilles* mettent en évidence.

(1) On pourrait peut-être dire que le contenu en brome n'augmente plus parce que le brome ne pénètre plus dans la tige par suite de la cicatrisation de la blessure plongeant dans la solution. Le fait que les feuilles restent bien turgescentes indique au contraire que l'absorption du liquide n'est pas arrêtée et que c'est donc la capacité d'accumulation des feuilles qui est arrivée à un maximum.

V. RÉSUMÉ.

1) L'accumulation du Br^- par les feuilles d'*Empetrum nigrum* L. atteint un plateau de 15 milliéquivalents en mars, au sortir du repos hivernal.

2) Ce plateau s'élève à 35 milliéquivalents quand les rameaux entrent dans une phase de développement actif accompagné de phénomènes de sexualité.

3) Cette note, comme la précédente (1937-7) attire l'attention sur la nécessité de tenir compte de la phase de développement du matériel utilisé quand on étudie l'absorption des ions minéraux. Des feuilles d'aspect identique accumulent le Br^- différemment en mars et en avril.

4) Ce travail confirme les relations entre accumulation et croissance établies par HOAGLAND et STEWARD.

BIBLIOGRAPHIE

1. ACHROMEIKO. 1936 *On the discharge of mineral substances by the roots of plants*. (Bull. Acad. Sc. U. R. S. S. ser. biol. I, 215-254, résumé anglais)
2. BOUILLENNE R. et DEMARET F. 1935. *Echanges respiratoires en fonction de l'hydratation des tubercules mâles et femelles de Bryonia dioica L. au cours de leur cycle végétatif* (Ann. de Phys. XI, n 5 : 1089-1172).
3. BOUILLENNE R. et M. et PREVOT P. 1931. *Une association végétale à « Empetrum » dans les fagnes de Clefay* (Bul. Acad. Roy. Belg. Cl. Sc. ser. XVII (4), 570-577).
4. HOAGLAND D. R. AND BROYER T. C. 1936. *General nature of the process of salt accumulation by roots with description of experimental methods* (Plant Phys. 11 (3), 471-507).
5. LYSSENKO T. D. 1932. *Fundamental results of research on the vernalisation of agricultural plants*. (Bull. Jarov., 4, 1-56).
6. OSTERHOUT W. J. et KAMEILING S. 1934. *The kinetic of penetration*. VIII. Temporary accumulation. (Journ. Gen. Phys. 7, 507-516).
7. PREVOT P. 1937. Contribution à l'étude des phénomènes d'absorption des ions minéraux par les plantes. Xérophytisme et absorption du bromure chez *Vaccinium uliginosum* L. et *Empetrum nigrum* L. (Bull. Soc. Roy. Sc. Liège. 2, 76-81 et 3, 117-124).
8. PREVOT P. and STEWARD F. C. 1936. *Salient features of the root system relative to the problem of salt absorption* (Plant Phys. 11, 509-534).
9. STEWARD F. C., BERRY W. E. and BROYER T. C. 1936. *The absorption and accumulation of solutes by living plant cells*. VIII. The effect of oxygen upon respiration and salt accumulation (Ann. of Bot., 50 (198) 345-366).

**Influence de l'hétéro-auxine (acide 3-indol-acétique)
sur la néoformation des bourgeons chez *Begonia Rex* PUTZ.,**

par P. C. PREVOT,

Assistant à l'Institut de Botanique de l'Université de Liège.

L'action des « auxines » ou « hormones de croissance » sur les végétaux est étudiée dans presque tous les laboratoires de Physiologie végétale du monde. Les résultats les plus contradictoires ont été obtenus :

L'auxine provoque la croissance par élongation des cellules dans le coléoptile d'*Avena sativa* (Went F. W., 1928) (12).

Elle inhibe la croissance des racines (Cholodny, 1924) (3).

Elle provoque la formation des racines (Thimann et Went, 1934) (10).

Elle inhibe le développement des bourgeons axillaires (Thimann K. V. et Skoog F., 1934) (11).

Elle provoque le réveil des bourgeons dormants (Auskelis Vegis, 1937) (1).

Bouillenne (1937) (2) formule une hypothèse qui permet d'expliquer que l'auxine agit tantôt comme substance activante, tantôt comme substance inhibitrice.

Rappelons ce que nous disions dans une note antérieure (Prévot, 1937) (7), p. 434 : « Nous tenons à signaler que c'est la première fois, à notre connaissance, qu'est indiquée l'action de substances spéciales sur la néoformation des bourgeons par les plantes, c'est-à-dire sur la constitution de nouveaux méristèmes de tiges à partir de cellules différenciées. Les travaux de Thimann et Skoog (1934) (11) et de Snow (1937) (9) mettent en évidence l'action de l'auxine sur le développement de bourgeons déjà constitués, mais non sur la néoformation des bourgeons ».

Depuis la parution de cette note et au cours de la réalisation des expériences rapportées ici, nous avons appris que P. A. Povolochko (1937) (5) avait réussi à provoquer la néoformation de bourgeons au sommet décapité de la tige de *Nicotiana tabacum*, en y appliquant une pâte contenant des pollinies d'orchidées.

Après l'extraction de l'hétéro-auxine (acide 3-indol-acétique) de l'urine, par Kögl, Haegen-Smith et Erxleben (1934) (4), cette substance a été de plus en plus utilisée à la place des auxines que l'on trouve chez les végétaux, mais dont l'extraction est plus malaisée.

L'action de l'hétéro-auxine sur la néoformation des bourgeons est intéressante à un double point de vue.

1° Dans le problème des corrélations et de l'action inhibitrice de la tige sur le développement des bourgeons axillaires, Thimann et Skoog (1934) (11) attribuent à l'auxine le rôle de substance inhibitrice qui, sécrétée par le bourgeon terminal, inhiberait la croissance des bourgeons axillaires. Snow (1937) (9), au contraire, prétend que l'auxine provoque la croissance des bourgeons axillaires et que l'inhibition du bourgeon axillaire est due à d'autres substances dont la nature est encore à déterminer. Auskelis (1937) (1) vient de mettre en évidence que l'hétéro-auxine amène le réveil de certains bourgeons dormants. Il est évident que si l'on démontre que l'hétéro-auxine provoque la néoformation des bourgeons, et que ces bourgeons se développent, il deviendra bien difficile de continuer à considérer l'auxine comme la substance inhibitrice au moyen de laquelle

s'exercent les corrélations entre bourgeon terminal et bourgeons axillaires.

2° Dans le problème de la production des racines, certains (Thimann et Went, 1934) (10) pensent que l'auxine doit être considérée comme une substance formatrice de racines. Ce point de vue sera difficile à maintenir si l'auxine provoque également la néoformation de bourgeons.

Nous avons ainsi été amené à étudier l'influence de l'hétéro-auxine sur la néoformation des bourgeons par des morceaux de feuilles de *Begonia Rex* PUTZ.

Nous avons déjà montré que des morceaux de feuilles ne produisent habituellement des bourgeons qu'à l'extrémité proximale, c'est-à-dire à l'extrémité la plus proche de la tige. Nous avons pu modifier cette « polarité » en mettant l'extrémité distale, qui ne donne pas de bourgeons, dans des conditions d'anaérobiose (Prévot, 1937) (6) ou en fournissant de la « colombine » aux plantes de *Begonia* (Prévot, 1937) (7).

Dans l'expérience suivante, nous avons appliqué une pâte de lanoline contenant de l'hétéro-auxine à l'extrémité distale de

TABLEAU I.

TÉMOINS.		EXPÉRIENCE.
Pas de traitement.	Lanoline + eau.	Lanoline + hétéro-auxine
—	—	—
0	0 0	$r + b$
0	0 0	r
$r + b$ (*)	0 0	$r + b$
0	0 0	r
0	0 0	$r + b$

r = formation de racines.

b = formation de bourgeons.

morceaux de feuilles de *Begonia Rex*. Cette pâte a été préparée selon une technique mise au point par Moureau J (1) et contenant 3 % d'hétéro-auxine. Nous avons utilisé des morceaux de feuilles provenant de plantes qui n'ont pas été soumises à l'action de la colombine et qui manifestent donc le phénomène de

(1) Nous tenons à remercier M. Moureau, qui nous a fourni les pâtes à hétéro-auxine. Il publiera ultérieurement cette technique.

(*) Cas tout à fait exceptionnel d'un témoin formant racines et bourgeons à l'extrémité distale.

polarité décrit plus haut : formation de bourgeons à l'extrémité proximale seulement. Nous avons appliqué cette pâte contenant l'hétéro-auxine à l'extrémité distale de 5 morceaux de feuille. Sur 10 autres morceaux de feuille, nous avons appliqué de la lanoline additionnée d'eau distillée. Enfin, 5 morceaux de feuille n'ont subi aucun traitement.

Dans le tableau I, nous donnons les résultats à l'extrémité distale, non seulement pour la néoformation des bourgeons, mais aussi pour la néoformation des racines. Chaque morceau de feuille a formé des racines et des bourgeons à son extrémité proximale.

Dans chaque cas, l'hétéro-auxine a provoqué la néoformation de racines à l'extrémité distale, qui n'en donne habituellement pas. Dans 3 cas sur 5, on observe aussi la néoformation de bourgeons.

La figure 1 montre la production de racines et de bourgeons à l'extrémité distale (vers le haut) du morceau de feuille. On voit également que ces bourgeons se sont bien développés.

Cette expérience nous permet de tirer les conclusions suivantes :

1° L'application d'hétéro-auxine à l'extrémité distale d'un morceau de feuille provoque la néoformation de racines et de bourgeons à cet endroit.

2° L'hétéro-auxine n'inhibe pas le développement des bourgeons.

3° L'hétéro-auxine ne semble pas être une substance formatrice de bourgeons au sens où l'entendait Sachs (1880) (8), puisqu'elle provoque à la fois la néoformation de bourgeons et de racines. Bouillenne (1937) (2) avait déjà formulé cette conclusion en ce qui concerne les racines : « L'apparition des racines latérales n'est donc qu'en relation indirecte avec l'action des auxines ». Elle vient d'être confirmée par Went (1938) (13).

4° L'hétéro-auxine a cependant une action bien nette sur la néoformation des bourgeons et des racines. Nous pensons que cette action est indirecte et que l'hétéro-auxine agit simplement comme un activant des mitoses cellulaires. L'orientation de ces mitoses vers la constitution d'un méristème de tige dépend d'autres facteurs dont nous essayerons de préciser la nature dans nos prochaines expériences.



FIG. 1.

Production de racines et de bourgeons
à l'extrémité distale (vers le haut)
d'un morceau de feuille de *Begonia Rex*,
après application d'une pâte à l'hétéro-auxine.

BIBLIOGRAPHIE

- (1) AUSKELIS VEGIS (1937), Prematuring sprouting induced by heteroauxin (indolyl-acetic acid) (*Bull. de la Soc. de Biologie de Lettonie*, VII, 87-102).
- (2) BOUILLENNE, R. (1937), L'action des phytohormones sur la croissance, la division des cellules et l'organogénèse (*Bull. Soc. roy. des Sc. de Liège*, **11**, 334-344).
- (3) CHOLODNY (1924), Ueber die hormonale Wirkung der Organspitze bei der geotropischen Krümmung (*Ber. deut. Bot. Ges.*, **42**, 356-362).
- (4) KÜGL, HAAGEN SMITH, A. J., et ERXLEBEN, H. (1934). XI^e Mitteilung : Ueber ein neues Auxin (Heteroauxin) aus Harn (*Hoppe-Seyl Zeitschr. Phys. Chem.*, **228**, 90-103).
- (5) POVOLOCHKO, P. A. (1937), Regeneration experiments in *Nicotiana Tabacum* (*Bull. of applied Bot., Genetics and Plant Breeding, Inst. of Plant Industry, Lenin Ac. of Ag. Sc.*, II [7], 113-126).
- (6) PREVOT, P. (1937), Influence des conditions d'anaérobiose dans la néoformation des bourgeons chez *Begonia Rex* PUTZ. (*Bull. Soc. roy. Sc. Liège*, **8**, **9**, **10**, 284-286).
- (7) PREVOT, P. (1937), Influence de l'engrais « Colombine » sur la néoformation des bourgeons chez *Begonia Rex* PUTZ. (*Bull. Soc. roy. Sc. Liège*, **12**, 428-434).
- (8) SACHS (1880), *Stoff und Form der Pflanzenorgane*.
- (9) SNOW, R. (1937), On the nature of correlative inhibition (*New Phyt.*, **36** (4), 283-300).
- (10) THIMANN, K. V., et WENT, F. W. (1934), On the chemical nature of the root forming hormone (*Proc. K. Akad. Wetensch. Amsterdam*, **37**, 456-459).
- (11) THIMANN, K. V., et SKOOG, F. (1934), On the inhibition of bud development, etc. (*Proc. Roy. Soc., B.*, 114-317).
- (12) WENT, F. W. (1928), Wuchsstoff und Wachstum (*Rec. Trav. Bot. Néerl.*, **25**, 1-116).
- (13) WENT, F. W. (1938), Spécific factors other than auxin affecting growth and root formation (*Plant. Phys.*, **13**, n° 1, 55-80).

**Relation entre l'épiderme et les autres tissus de la feuille
dans la néoformation des bourgeons chez *Begonia Rex* PUTZ.,**

par P. C. PREVOT,

Assistant à l'Institut de Botanique de l'Université de Liège.

L'origine des bourgeons adventifs est très variée : hypocotyle (Beijerinck, 1887) (2), tige (Plett. 1921) (7), feuille (Hageman 1931) (4), racine (Twele, 1929) (10). Ils peuvent naître de tissus divers : un cal (racine de *Cichorium Intybus*), un péricycle de la racine (*Anemone baldensis*, Priestley and Swingle, 1929) (8), un épiderme (*Begonia Rex*), etc.

Nous ne pouvons donner, dans cette note préliminaire, les diverses hypothèses avancées pour expliquer la néoformation chez les végétaux. Nous signalerons rapidement les deux principales.

D'abord, la théorie des « substances formatrices » formulée par Sachs (1880) (9) et reprise par toute une série d'auteurs, notamment Bouillenne et Went (1933) (3). Cette théorie suppose la translocation (d'une partie du végétal à une autre partie) de substances à caractère hormonal qui par leur accumulation à certains endroits provoquent l'apparition de racines (rhizocaline de Bouillenne et Went), tiges, fleurs, bourgeons, etc...

L'autre théorie proposée dans la remarquable revue d'ensemble de Priestley and Swingle est basée sur l'influence de l'organisation (considérée surtout à un point de vue histologique) sur l'apparition des méristèmes adventifs.

Nous faisons remarquer que ces théories et les expériences qui s'y rapportent s'appliquent, soit à la plante entière, soit à un organe (feuille, tige, racine) ou portion d'organe (morceau de feuille, tige, racine).

Dans les expériences de cette note nous essayons de préciser les rapports entre les tissus qui donnent naissance aux bourgeons et les autres tissus de la plante.

On sait que les bourgeons dans les feuilles de *Begonia Rex* prennent naissance à partir des cellules épidermiques (Hartsema, 1926) (5).

L'épiderme est-il indispensable à cette néoformation ?

Pour répondre à cette question, nous avons enlevé l'épiderme au-dessus de la nervure principale de plusieurs morceaux de feuilles.

Aucun bourgeon n'est apparu là où l'épiderme avait été enlevé; les bourgeons sont apparus latéralement, le long de la nervure (voir fig. 1), à partir de l'épiderme laissé intact sur le limbe, des deux côtés de la nervure.

Nous avons modifié l'expérience en enlevant à la fois l'épiderme au-dessus de la grosse nervure et le limbe qui se trouve des deux côtés de cette nervure. La figure 2 montre que dans ces conditions aucun bourgeon n'est apparu à la face interne (sans épiderme). Les bourgeons se sont formés à la face externe (avec épiderme).

Ces deux exemples montrent donc que non seulement les

bourgeons proviennent des cellules épidermiques, mais en outre que *l'épiderme est indispensable à la néoformation des bourgeons chez Begonia Rex*.

Pour préciser les rapports entre l'épiderme qui donne naissance aux bourgeons et les autres tissus de la plante, nous posons la deuxième question : la nervure au-dessus de laquelle apparaissent les bourgeons est-elle également indispensable à la néoformation de ces bourgeons ?

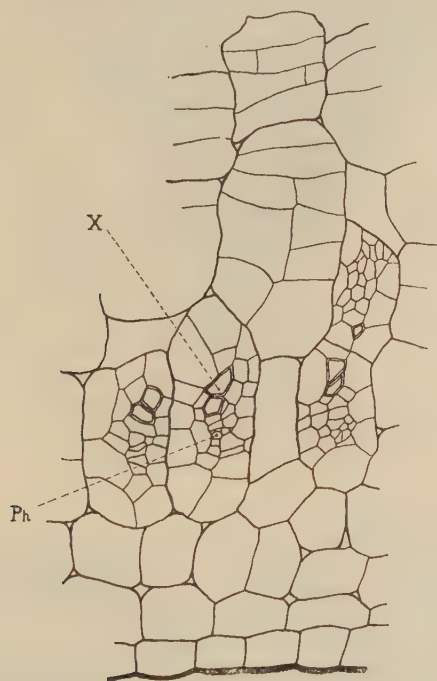


FIG. 3.

Formation de faisceaux adventifs dans des lambeaux d'épiderme et de parenchyme isolés de la nervure. Face interne en dessous.

X = Xylème; Ph = Phloème.

Dans une première expérience, nous enlevons avec une lame de rasoir Gillette la grosse nervure médiane, en laissant l'épiderme interne intact (fig. 6, schéma C₁). Nous voyons que des bourgeons apparaissent en grand nombre sur cet épiderme alors que la nervure sous-jacente a été enlevée (fig. 6, schéma C₂).

Dans une seconde expérience, nous avons non seulement enlevé cette nervure, mais aussi le limbe qui se trouve des deux côtés de la nervure. Nous avons donc laissé un lambeau d'épi-

derme et quelques cellules de parenchyme en contact avec le morceau de feuille.

Dans ces conditions, ce lambeau a formé des bourgeons (fig. 6, schéma C₃).

Nous signalons en passant que les cellules parenchymateuses de ce lambeau privé de sa nervure ont donné naissance à des formations histologiques extrêmement intéressantes (fig. 3)

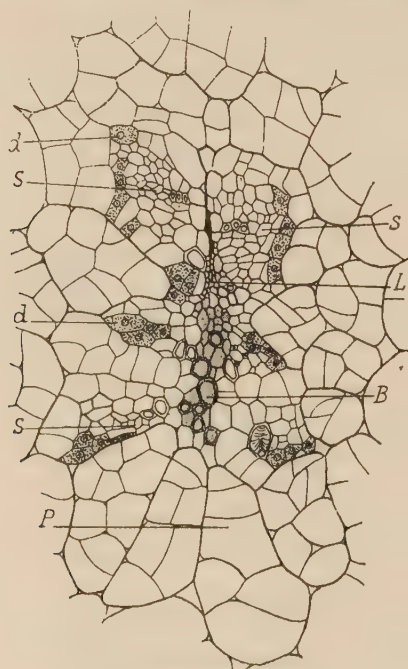


FIG. 4.

« Satellites libéro-ligneux » dans le pétiole tubérisé de *Haemanthus*
(d'après LONAY, 1928, VI, p. 6).

ayant une grande ressemblance avec les « satellites-libéro-ligneux » décrits par Lonay (1928) (6) (fig. 4). Nous nous réservons de donner ultérieurement des détails sur l'origine de ces formations ainsi que sur leurs rapports avec les bourgeons.

Ces expériences montrent donc que *la nervure n'est pas indispensable pour la néoformation des bourgeons.*

Cependant, le lambeau d'épiderme et de parenchyme est resté en contact avec le morceau de feuille.

Dans l'expérience suivante, nous avons isolé plusieurs de ces



FIG. 1.

Formation des bourgeons des deux côtés de la nervure principale, dont on a enlevé l'épiderme (vers le bas).



FIG. 2.

L'épiderme interne a été enlevé de la nervure principale. Les bourgeons sont apparus sur la face externe de la nervure, qui a conservé son épiderme.



FIG. 5.

Production de bourgeons par un lambeau d'épiderme et de parenchyme
mis à l'obscurité. Grossissement : 8/1.

lambeaux, composés de l'épiderme et de quelques cellules de parenchyme sous-jacent, et nous les avons placés sur papier-filtre humide, dans des boîtes de Pétri. Ces lambeaux ont formé des bourgeons à partir de l'épiderme. Aucun lambeau n'a produit de racine.

La lumière est-elle nécessaire pour la production de bourgeons par ces lambeaux qui possèdent des cellules chlorophylliennes ? Autrement dit, la photosynthèse ou des réactions annexes sont-elles indispensables ?

Nous avons mis une plante de *Begonia Rex* pendant 8 jours dans une chambre noire, de façon à épuiser les feuilles des substances photosynthétiques qu'elles contiennent. Nous avons ensuite prélevé des lambeaux sur les feuilles de cette plante et nous les avons placés sur papier-filtre dans des boîtes de Pétri, les uns à la lumière, les autres à l'obscurité.

À la lumière, presque tous les lambeaux sont restés vivants (7 sur 10) et ont produit des bourgeons, mais pas de racine. À l'obscurité, un seul lambeau est resté vivant et a donné des bourgeons et pas de racine (fig. 5).

Cette série d'expériences nous permet de préciser les relations entre l'épiderme qui donne des bourgeons et les autres tissus de la feuille : parenchyme, tissus conducteurs. Si l'épiderme est indispensable pour la néoformation des bourgeons, les tissus conducteurs ne sont pas nécessaires. *Il y a tout ce qu'il faut pour donner des bourgeons dans un lambeau d'épiderme et de parenchyme isolé de la plante, même après un séjour prolongé à l'obscurité* (fig. 6).

Il est intéressant d'examiner, à la lumière de ce résultat, les conclusions présentées tout récemment par Went (1938) (11). Reprenant la théorie des substances formatrices de Sachs, développée par Bouillenne et Went (1933) (3), Went conclut à l'existence chez les plantes de substances à caractère hormonal que, reprenant la dénomination proposée par Bouillenne et Went, il appelle « calines ». Pour la croissance de la tige, le développement des bourgeons axillaires ou la production des bourgeons par des boutures de feuille, il prétend qu'il faut l'action d'une « caulocaline » et que cette caulocaline est produite par les racines.

Analysant les résultats des boutures de feuille de Hagemann (1931) (4), Went en tire la conclusion suivante : « In the 142 plants which formed both sprouts and roots, not a single one had sprouts before the appearance of the roots; in 19 the

sprouts appeared rather soon after or simultaneous with the roots, but in most cases it took 3 to 6 times longer for sprouts to form than for roots. This means that roots had to be present before sprouts would develop. The interpretation of these facts is evident. Leaves produce both auxin and rhizocaline. So roots can be formed on petioles, provided all other conditions are favorable. Once the roots are there, then caulocaline becomes available, and with the auxin from the leaves, sprouts are able to develop ».

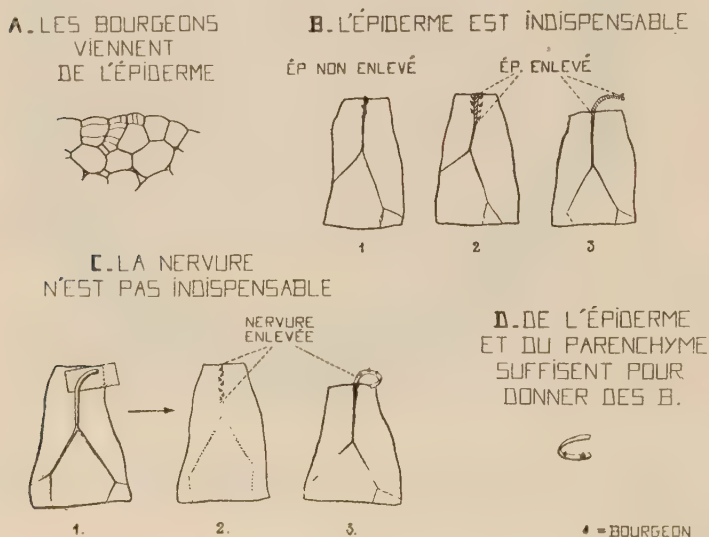


FIG. 6.

Schéma d'ensemble des résultats rapportés dans cette note.
Extrémité proximale vers le haut.

Il nous semble que les résultats rapportés ici infirment complètement l'hypothèse émise par Went. Dans nos expériences l'épiderme n'avait aucun contact avec le système racinaire de la plante, donc pas de possibilité d'apport de l'hypothétique « caulocaline ». En second lieu, nos lambeaux n'ont formé de racine ni avant, ni après l'apparition des bourgeons; donc pas de nouvelle « caulocaline » possible non plus.

Signalons en outre que, l'expérience nous permet de conclure que l'auxine n'est pas nécessaire à la production des bourgeons. En effet, dans l'expérience réalisée à l'obscurité sur des plantes inanitiées, les lambeaux ne contenaient fort vraisemblablement

pas d'auxine, puisque Avery (1935) (1) démontre que l'hormone de croissance disparaît lentement à l'obscurité.

Nous pensons que l'hypothèse de la « caulocaline » est une prise de position hâtive que les expériences rapportées ici nous obligent à écarter telle qu'elle est présentée par Went.

*Institut de Botanique de l'Université de Liège,
Laboratoire de Physiologie Végétale.*

BIBLIOGRAPHIE

- (1) AVERY, G. S. (1935), Differential distribution of a phytohormone in the developing leaf of *Nicotiana*, and its relation to polarized growth (*Bull. Torr. Bot. Club*, **63**, 1-15.).
- (2) BEIJERINCK, M. W. (1887), Beobachtungen und Betrachtungen über Wurzelknospen und Nebenwurzeln (*Verhand. Kon. Akad. Wetenschappen Amsterdam*, **25**, 146 pages, illus.).
- (3) BOUILLENNE, R., et WENT, F. (1933), Recherches expérimentales sur la néoformation des racines dans les plantules et les boutures des plantes supérieures (substances formatrices de racines) (*Ann. Jard. Bot. de Buitenzorg*, vol. XLIII, 1933).
- (4) HAGEMANN, A. (1931), Untersuchungen an Blattstecklingen (*Gartenbauwissenschaft*, **6**, 69-195).
- (5) HARTSEMA, A. M. (1926), Anatomische und experimentelle Untersuchungen über das Auftreten von Neubildungen an Blättern von *Begonia Rex* (*Rec. Trav. Bot. Néerl.* vol. XXIII, livres 3 et 4, 305-361).
- (6) LONAY (1928), Les satellites libéro-ligneux (*Mém. Acad. roy. de Belg.*, Cl. des Sc., t. IX, 1-33).
- (7) PLETT, W. (1921), Untersuchungen über die Regenerationsercheinungen an internodien, (8) pages, Hamburg (Auszug, *Inaug. Diss. Hamburg Univ.*, 46 pages).
- (8) PRIESTLEY, J. H., et SWINGLE, C. F. (1929), Vegetative Propagation from the standpoint of plant anatomy (*U. S. Depart. Agr. Techn. Bull.*, n° 151, 1-98).
- (9) SACHS, J. (1880), Stoff und Form der Pflanzenorgane (*Art. Bot. Inst. Würzburg*, **2**, 452-488).
- (10) TWELE (1929), *Untersuchungen über regenerative Organbildung*, Hamburg.
- (11) WENT, F. W. Specific factors other than auxin affecting growth and root formation (*Plan. Phys.*, **13**, n° 1, 55-80).

Imbibition, avant et après dessiccation, de la tourbe du plateau de la Baraque Michel,

par M^{lle} N. CRUCIFIX et A. CLOSSET, Pharmaciens.

Le but que nous nous proposons dans ce travail est de rechercher s'il existe une différence d'imbibition entre les tourbières drainées et les tourbières non drainées; autrement dit, nous voulons examiner si la tourbe desséchée possède encore le pouvoir d'absorber l'eau dans les mêmes mesures qu'à l'état frais.

Pour cela, nous avons étudié la possibilité d'imbibition d'échantillons de tourbe prélevés à différentes hauteurs en pleine tourbière vierge et en pleine tourbière drainée. Ces échantillons ont été pris au même moment, fin juillet, début août 1937. La possibilité d'imbibition a été mesurée sur la tourbe fraîche, sur la tourbe après dessiccation à l'étuve et sur la tourbe après dessiccation à l'exsiccateur sulfurique.

Ces déterminations ont été effectuées à l'instigation de M. le Prof^r R. Bouillenne, qui a eu l'amabilité de nous recevoir dans son laboratoire de la Station scientifique du Mont Rigi. Nous tenons à lui en exprimer toute notre gratitude.

Il nous a semblé utile de prendre nos échantillons dans certaines tourbières particulièrement intéressantes sur le haut plateau de la Baraque Michel. Nous remercions M. le brigadier forestier Marquet, qui a bien voulu nous donner quelques indications sur certaines de ces tourbières.

1. Tourbières vierges.

a) La Fagne de Neckel, dans sa partie non drainée : nous avons fait deux prises superposées. Un mètre cinquante était le maximum de profondeur à l'endroit où nous avons prélevé.

b) La Fagne de Drello : nous avons atteint une profondeur de 3 mètres.

c) Le Trou Brouly : la profondeur maximum y était de 1^m50.

2. Tourbières drainées.

a) Fagne de Neckel, dans sa partie drainée où nous avons prélevé deux échantillons : un à 0^m50 et l'autre à 1^m50.

b) La Fagne wallonne : nous avons prélevé un échantillon; la profondeur y est de 0^m50. Plus près de la Hell, nous avons obtenu trois échantillons, la hauteur de tourbe était de 1^m50.

c) La Fagne de Botrange, où la tourbe atteint la profondeur de 2^m50.

3. Tourbière drainée et plantée.

Nous avons étudié la tourbe d'un endroit situé près de la Hoëgne, sur lequel des sapins sont plantés depuis longtemps. La tourbe est desséchée. Les sapins ne poussent pas et dépérissent. La hauteur maximum de la tourbe à cet endroit est de 1^m20.

TECHNIQUE

Après avoir prélevé de la tourbe à l'aide d'une sonde suédoise, nous introduisons la prise dans un flacon bouchant à l'émeri. De cette façon la tourbe peut conserver son degré d'humidité en attendant les manipulations. Sur l'échantillon ainsi prélevé nous effectuons les déterminations dont nous donnons la description ci-dessous.

Détermination du poids sec par dessiccation à l'étuve.

Les déterminations du poids sec ont été effectuées à la Station du Mont Rigi, à l'aide d'un trébuchet sensible au centigramme. Dans un pèse-filtre taré, bouchant à l'émeri, dont nous avons au préalable mesuré le volume, nous introduisons progressivement la tourbe prélevée, en veillant bien à ce qu'il ne reste aucun vide, et en remplissant exactement jusqu'au bord. Nous pesons alors le pèse-filtre et son contenu et nous le plaçons ouvert, dans une étuve réglée à basse température (60°). Pendant la dessiccation, particulièrement au début, nous veillons à ce que la tourbe ne déborde pas du pèse-filtre. Quand la majeure partie de l'eau s'est évaporée (ce qui se constate aisément : la tourbe se rétracte et laisse un vide entre elle et la paroi), nous portons la température de l'étuve à 110-115° et nous la maintenons 24 heures. Après ce laps de temps, le pèse-filtre et son contenu sont retirés de l'étuve, mis à refroidir dans un exsiccateur et ensuite pesés.

Par simple différence, nous obtenons ainsi le poids sec, que nous ramenons en % du poids frais. Connaissant le poids sec, nous pouvons inversement déterminer la teneur en eau de la tourbe au moment du prélèvement.

Détermination du poids sec à l'exsiccateur sulfurique.

Sur un verre de montre on étale une prise d'essai de l'ordre de 5 gr. que l'on maintient dans un exsiccateur sulfurique jusqu'à poids constant (4 ou 5 semaines environ). Pesées et calculs comme dans les déterminations précédentes.

Détermination de l'imbibition maximum de la tourbe fraîche.

Sur l'échantillon de tourbe fraîche dont nous avons déterminé le poids sec (poids sec à l'étuve, poids sec à l'exsiccateur sulfurique), nous mesurons aussi la quantité d'eau qu'un certain poids de tourbe peut prendre en plus de ce qu'elle contient au moment de la prise; autrement dit, nous mesurons l'imbibition maximum.

Nous plaçons 10 gr. de tourbe fraîche dans un vase de Berlin taré. On verse ensuite sur celle-ci 50 cc. d'eau du puits de la station dont le pH est 6,4 ⁽¹⁾. Après un contact de 24 heures, on verse le tout sur un filtre, on laisse égoutter et l'on repèse le filtre et son contenu, le tout à l'état humide, dans le Berlin qui a servi à la macération. Il faut au préalable avoir déterminé le poids d'un filtre témoin, humidifié, tous les filtres étant de même poids.

On soustrait du résultat obtenu le poids du filtre imbibé d'eau, et la tare du Berlin, et l'on obtient ainsi le poids de la tourbe augmenté de celui de l'eau qu'elle a absorbée. Par différence, on peut calculer l'eau que la tourbe a retenue après macération de 24 heures et l'on ramène en pour cent du poids frais et du poids sec. Dans ce cas nous avons jugé qu'une macération de 24 heures était suffisante.

Détermination de l'imbibition maximum de la tourbe desséchée à l'étuve.

On emploie la même technique que celle décrite précédemment. On opère sur le résidu obtenu lors de la détermination du poids sec. La prise d'essai est de 5 gr. au plus. Dans ce cas, vu l'état de dessiccation de la tourbe, nous avons prolongé le temps de macération pour tous les essais, et nous l'avons porté à 48 heures.

Détermination de l'imbibition maximum de la tourbe après dessiccation sulfurique.

On procède sur le résidu de la dessiccation sulfurique de la même façon que sur le résidu de la dessiccation à l'étuve. Par suite de la dessiccation sulfurique, qui, comme il a été dit plus haut, a demandé plusieurs semaines, nous nous sommes vus obligés de terminer cette dernière partie du travail à Liège.

(1) R. et M. BOUILLENNE, Contribution à la phytogéographie des hautes Fagnes en Belgique (*Bull. Soc. Botan. de Belg.*, 1934).

Nous avons pris pour les macérations de l'eau distillée à pH 6; nous avons utilisé une balance de précision. Dans ce cas, comme dans le précédent, nous avons maintenu à 48 heures le temps de macération.

RÉSULTATS DES EXPÉRIENCES

Nous avons utilisé la technique qui vient d'être décrite pour effectuer les déterminations sur les prises d'essai provenant des différentes tourbières choisies. Voici pour chacune de ces tourbières les résultats obtenus :

A. — TOURBIÈRES VIERGES

I. — Fagne de Neckel (non drainée).

Le 27 juillet, après plusieurs journées pluvieuses, nous avons prélevé de la tourbe aux profondeurs de 0^m50 et 1^m50 en un même endroit. Après avoir effectué les déterminations décrites, nous obtenons les résultats suivants :

Poids sec.

Nous partons d'une prise d'essai de 42,58 gr. qui nous donne un résidu de 3,12 gr., c'est-à-dire, en % du poids frais, $\frac{3,12 \times 100}{42,58} = 7,32 \%$. La teneur en eau de cet échantillon est donc de 92,68 %.

Les 42,58 gr. de prise d'essai occupaient un volume de 40,57 cc., ce qui nous permettait de donner à cette tourbe une densité de $42,58 : 40,57 = 1,049$.

Détermination de l'imbibition maximum de la tourbe fraîche.

Une prise d'essai de 10 gr. provenant du même échantillon est devenue 20,45 gr., c'est-à-dire qu'elle a subi une augmentation de 10,45 qui, exprimée en %, correspond à 104,5 % du poids frais.

Si l'on veut exprimer cette imbibition maximum par rapport à la prise d'essai exprimée en poids sec à 115°, nous voyons que 10 gr. de tourbe fraîche, correspondant à 0,732 gr. en poids sec, sont devenus 20,45, c'est-à-dire que l'imbibition maximum de cette tourbe à l'état frais est de $\frac{20,45 \times 100}{0,732} = 2793,6 \%$ de son poids sec.

Détermination de l'imbibition maximum de la tourbe après dessiccation à l'étuve.

Parlant d'une prise d'essai de 3 gr., nous obtenons une quantité de substance de 7,98 gr., c'est-à-dire que notre prise a augmenté de 4,98 gr. ou, en %, $\frac{4,98 \times 100}{3} = 166$ % du poids sec.

Ces 3 gr. qui sont devenus 7,98 ont conservé, après dessiccation, un pouvoir d'imbibition maximum de $\frac{7,98 \times 100}{3} = 266$ % du poids sec.

La différence entre l'imbibition maximum de la tourbe à l'état frais et l'imbibition maximum de la tourbe après dessiccation nous donne la perte de possibilité d'imbibition que la tourbe a subie par dessiccation, c'est-à-dire, dans ce cas, $2793,6 - 266 = 2527,6$, exprimée en pour cent du poids sec à l'étuve.

Ce mode de calculs ayant été exposé, nous nous permettrons, dans la suite, d'exprimer directement nos résultats dans les tableaux qui vont suivre.

Les résultats de la Fagne de Neckel sont résumés dans le tableau I.

Remarque sur le tableau I.

Pour la tourbe fraîche, le pourcentage de teneur en eau est le même pour les deux profondeurs. La possibilité d'imbibition maximum de la tourbe à l'état frais, exprimée en % du poids sec, est moins forte dans la couche inférieure : elle est égale aux 2/3 de celle de la couche supérieure. La détermination de la possibilité d'imbibition maximum du résidu sec nous amène à des résultats très caractéristiques; 3 gr. de prise d'essai provenant de la couche supérieure se sont réimbibés jusqu'à donner 7,98, c'est-à-dire, en %, 266, alors que la quantité théorique maximum qu'ils auraient dû atteindre est 2793,6 %. Pour la couche inférieure, 3 gr. sont devenus 5,48 = 182,6 %, le chiffre théorique était de 1838,7 %. La possibilité de l'imbibition perdue par la tourbe après dessiccation est donc pour la première prise d'essai de 2527,6 et pour la deuxième de 1656,1.

La possibilité d'imbibition maximum du résidu sec est, comme à l'état frais, différente pour les deux couches; ici encore le rapport entre les deux est voisin de 2/3, puisque l'imbibition maximum, exprimée en %, est de 182,6 et de 266.

TABEAU I

FAGNE DE NECKEL (non drainée).

Détermination du poids sec.

Hauteur de la tourbe en m.	Prise d'essai en gr.	Résidu sec en gr.	Résidu sec en ‰	Perte d'eau en gr.	Teneur en eau en ‰
0,50	42,58	3,42	7,32	39,46	92,68
1,50	44,47	3,42	7,69	41,05	92,31

Détermination de l'imbibition maximum de la tourbe fraîche.

Hauteur de la tourbe en m.	Prise d'essai en gr.	Quantité obtenue en gr.	Augmentation en ‰	Imbibition maximum en ‰ poids sec
0,50	10,00	20,45	104,5	2793,6
1,50	10,00	14,14	41,4	1838,7

**Détermination de l'imbibition maximum de la tourbe
après dessiccation à l'étuve.**

Hauteur de la tourbe en m.	Prise d'essai en gr.	Quantité obtenue en gr.	Augmentation en ‰	Imbibition maximum en ‰ poids sec	Perte de possibilité d'imbibition en ‰ poids sec
0,50	3,00	7,98	163	266	2527,6
1,50	3,00	5,48	82,6	182,6	1656,4

Hauteur de la tourbe en m.	Prise d'essai en gr.	Volume en c. c.	Densité
0,50	42,58	40,57	1.049
1,50	44,47	43,01	1.034

II. — Fagne de Drello.

La fagne était toute desséchée en surface lorsque nous avons effectué le prélèvement le 3 août 1937.

Nous donnons les résultats dans les tableaux II.

Remarques.

Ici nous avons introduit de nouveaux résultats donnés par la dessiccation sulfurique; pour le poids sec les calculs sont les mêmes qu'après dessiccation à l'étuve; pour la détermination

TABLEAU II

FAGNE DE DRELLO

Détermination du poids sec à l'étuve.

Hauteur de la tourbe en m.	Prise d'essai en gr.	Résidu sec en gr.	Résidu sec en %	Perte d'eau en gr.	Teneur en eau en %
0,50	44,43	3,57	8,03	40,86	91,97
1,00	44,15	3,46	7,83	40,69	92,17
1,50	36,48	2,51	6,88	33,97	93,12
2,00	43,16	3,04	7,04	40,12	92,96
2,50	42,73	3,19	7,43	39,54	92,54
3,00	41,32	2,81	6,8	38,51	93,2

Détermination du poids sec à l'exsiccateur sulfurique.

0,50	5,00	0,9	13,8	4,31	86,2
1,00	5,00	0,66	13,2	4,34	86,8
1,50	5,00	0,44	8,8	4,56	91,2
2,00	5,00	0,48	9,6	4,52	91,4
2,50	5,00	0,625	12,5	4,375	87,5
3,00	5,00	0,50	10,0	4,5	90,0

Détermination de l'imbibition maximum de la tourbe fraîche.

Hauteur de la tourbe en m.	Prise d'essai en gr.	Quantité obtenue en gr.	Augmentation en %	Imbibition maximum en % poids sec
0,50	10,00	22,72	127,2	2829,3
1,00	10,00	19,01	90,1	2427,8
1,50	10,00	14,49	44,9	2106,1
2,00	10,00	16,63	66,3	2362,2
2,50	10,00	19,40	94,0	2600,5
3,00	10,00	17,29	72,9	2542,8

**Détermination de l'imbibition maximum de la tourbe
après dessiccation à l'étuve.**

Hauteur de la tourbe en m.	Prise d'essai en gr.	Quantité obtenue en gr.	Augmentation en %	Imbibition maximum en % poids sec	Perte de possibi- lité d'imbibition en % poids sec
0,50	3,57	7,4	107,2	207,2	2622,1
1,00	3,43	5,75	67,6	167,6	2260,2
1,50	2,51	3,78	50,59	150,59	1955,51
2,00	3,03	5,36	76,89	176,89	2185,31
2,50	3,19	5,78	81,19	181,19	2419,31
3,00	2,78	4,07	46,4	146,4	2396,4

**Détermination de l'imbibition maximum de la tourbe
après dessiccation à l'exsiccateur sulfurique.**

Hauteur de la tourbe en m.	Prise d'essai en gr.	Quantité obtenue en gr.	Augmen- tation en %	Correspon- dance en poids sec	Imbibition maximum en % poids sec	Perte de possibi- lité d'imbibition en % poids sec
0,50	0,4721	3,4878	638	0,2747	1269,7	1559,6
1,00	0,5050	1,7868	253,7	0,2995	596,5	1831,3
1,50	0,3426	1,5906	364	0,2678	593,9	1512,4
2,00	0,3794	1,3422	253,8	0,2782	482,4	1879,8
2,50	0,4488	1,7626	292,7	0,2678	658,1	1942,4
3,00	0,3812	2,2186	482	0,2592	855,9	1786,9

Hauteur de la tourbe en m.	Prise d'essai en gr.	Volume en c. c.	Densité
0,50	44,43	43,19	1,029
1,00	44,15	42,26	1,044
1,50	36,48	34,08	1,070
2,00	43,16	41,12	1,049
2,50	42,73	42,56	1,004
3,00	41,32	41,85	0,987

de l'imbibition maximum nous ramenons notre prise d'essai, poids sec à l'exsiccateur sulfurique en poids sec à l'étuve. Cela nous est permis, sachant que 100 gr. de tourbe fraîche donnent comme résidu à l'étuve 8,03 et, à l'exsiccateur sulfurique 13,8. Donc une prise d'essai de 0,4721 gr. de poids sec sulfurique correspond à $\frac{8,03 \times 0,4721}{13,8} = 0,2747$ gr. poids sec étuve. Il nous suffit, alors, d'exprimer l'imbibition maximum en poids sec étuve comme dans le cas de tourbe desséchée à l'étuve.

Toutes les couches possèdent, à peu près, la même teneur en eau, et le % donné par la dessiccation sulfurique est voisin, quoique légèrement inférieur à celui donné par la dessiccation à l'étuve.

Dans les différentes déterminations d'imbibition maximum de la tourbe à l'état frais ou à l'état sec, nous constatons que la possibilité d'imbibition diminue jusqu'à la couche de 1^m50, puis augmente progressivement.

La comparaison de la réimbibition de la tourbe, après dessiccation, avec l'imbibition maximum, montre ici une très forte perte de la possibilité d'imbibition, perte cependant moins élevée dans le cas de la dessiccation sulfurique.

En effet, si nous partons d'un échantillon desséché à l'étuve, nous constatons, par exemple, qu'il peut subir une réimbibition de 207,2 %, alors que théoriquement elle devait être de 2829,3 %, d'où une perte de possibilité d'imbibition de 2622,1 exprimée en % du poids sec à l'étuve. Tandis que si nous partons d'un échantillon de la même prise que le précédent, mais desséché à l'exsiccateur sulfurique, nous obtenons une imbibition maximum calculée en % poids sec à l'étuve de 1269,7 au lieu de

2829,3 c'est-à-dire une perte de possibilité d'imbibition de 1559,6 exprimée en % poids sec étuve.

La perte de possibilité d'imbibition exprimée en % poids sec est à son minimum pour la couche de 1^m50, soit après dessiccation à l'étuve ou à l'exsiccateur sulfurique, mais c'est précisément celle-là qui offrait le moins de possibilité d'imbibition à l'état frais. Si l'on compare la perte d'imbibition après dessiccation à l'étuve ou à l'exsiccateur sulfurique, on constate que, tout en suivant la même allure, elle est moins forte dans le cas de dessiccation sulfurique, mais reste très importante.

III. — Trou Brouly.

La prise d'échantillon a eu lieu le 4 août 1937 par temps sec, mais *Sphagnum* cède l'eau sous le pas.

Les résultats sont exprimés dans les tableaux III.

Remarques.

Le % de teneur en eau est le même pour les deux premiers prélèvements. Pour le troisième essai, qui est de l'argile noire (mélange de tourbe et d'argile), le % est égal à la moitié des deux premiers.

La dessiccation sulfurique donne une perte de teneur en eau moindre pour les deux premiers essais que la dessiccation à l'étuve; le troisième voit son % augmenter.

La possibilité d'imbibition à l'état frais et après dessiccation sulfurique suit la même allure; celle après dessiccation à l'étuve est tout à fait différente; ici c'est la première couche qui offre le plus de possibilité, alors que dans les deux autres cas c'est la couche la plus profonde.

La différence donnée par la comparaison de l'augmentation réelle de la tourbe après dessiccation et celle qu'elle aurait dû avoir si elle s'était réimbibée à son maximum montre ici encore une très forte perte de la possibilité d'imbibition. Cette perte subit les mêmes variations dans les deux cas; il est à remarquer cependant qu'elle est moins forte après dessiccation sulfurique, mais elle reste toujours très notable.

TABLEAU III
FAGNE DU TROU BROULY

Détermination du poids sec à l'étuve.

Hauteur de la tourbe en m.	Prise d'essai en gr.	Résidu sec en gr.	Résidu sec en %	Perte d'eau en gr.	Teneur en eau en %
0,50	43,27	6,65	15,3	36,62	84,7
1,00	41,74	4,17	10,0	37,54	90,0
1,50	60,74	32,47	53,4	28,27	46,6

Détermination du poids sec à l'exsiccateur sulfurique.

0,50	5,00	1,295	25,9	3,705	74,1
1,00	5,00	1,33	26,6	3,67	73,4
1,50	5,00	2,39	47,8	2,61	52,2

Détermination de l'imbibition maximum de la tourbe fraîche.

Hauteur de la tourbe en m.	Prise d'essai en gr.	Quantité obtenue en gr.	Augmentation en %	Imbibition maximum en % poids sec
0,50	10,00	19,84	98,4	1296,7
1,00	10,00	20,24	102,4	2024,0
1,50	10,00	15,45	54,5	289,3

**Détermination de l'imbibition maximum de la tourbe
après dessiccation à l'étuve.**

Hauteur de la tourbe en m.	Prise d'essai en gr.	Quantité obtenue en gr.	Augmentation en %	Imbibition maximum en % poids sec	Perte de possibilité d'imbibition en % poids sec
0,50	5,00	7,41	48,2	148,2	1148,5
1,00	4,13	6,85	65,0	165,0	1859,0
1,50	5,00	8,17	63,4	163,4	125,9

**Détermination de l'imbibition maximum de la tourbe
après dessiccation à l'exsiccateur sulfurique.**

Hauteur de la tourbe en m.	Prise d'essai en gr.	Quantité obtenue en gr.	Augmen- tation en %	Correspon- dance en poids sec	Imbibition maximum en % poids sec	Perte de possibilit d'imbibition en % poids sec
0,50	0,7882	2,1438	174,1	0,4620	464,0	832,7
1,00	0,4752	1,2079	154,2	0,1786	676,3	1347,7
1,50	2,451	3,8556	79,24			110,86

Hauteur de la tourbe en m.	Prise d'essai en gr.	Volume en c. c.	Densité
0,50	43,27	41,74	1,036
1,00	41,71	41,08	1,015
1,50	60,74	40,57	1,491

B. — TOURBIÈRES DRAINÉES

I. — Fagne de Neckel (drainée).

Le prélèvement a eu lieu le 27 juillet 1937. On peut facilement constater que si l'eau coule dans les grands fossés de drainage, dans les fossés de moindre importance, au contraire, elle a cessé de ruisseler. Il reste quelques flaques d'eau stagnante.

Nous avons prélevé de la tourbe à 0^m50 et 1^m50.

Nous avons les résultats du tableau IV.

TABLEAU IV
FAGNE DE NECKEL (partie drainée).

Détermination du poids sec.

Hauteur de la tourbe en m.	Prise d'essai en gr.	Résidu sec en gr.	Résidu sec en %	Perte d'eau en gr.	Teneur en eau en %
0,50	12,35	5,06	11,94	37,29	88,06
1,50	12,78	4,99	11,66	37,79	88,34

Détermination de l'imbibition maximum de la tourbe fraîche.

Hauteur de la tourbe en m.	Prise d'essai en gr.	Quantité obtenue en gr.	Augmentation en %	Imbibition maximum en % poids sec
0,50	10,00	22,95	129,5	1922,1
1,50	10,00	13,65	36,5	1170,6

Détermination de l'imbibition maximum de la tourbe après dessiccation à l'étuve.

Hauteur de la tourbe en m.	Prise d'essai en gr.	Quantité obtenue en gr.	Augmentation en %	Imbibition maximum en % poids sec	Perte d'imbibition maximum en % poids sec
0,50	5,00	8,68	73,6	173,6	1748,5
1,50	4,84	7,06	45,87	145,87	1024,73

Hauteur de la tourbe en m.	Prise d'essai en gr.	Volume en c. c.	Densité
0,50	42,35	41,74	1,038
1,50	42,78	41,08	1,040

Le % de teneur en eau pour la tourbe fraîche est le même pour les deux profondeurs. La possibilité d'imbibition maximum à l'état frais offre cependant une très forte différence; alors qu'elle est de 1922,1 % poids sec pour la couche de 0,50, elle n'atteint que 1170,6 pour la couche la plus profonde. La détermination de l'imbibition maximum du résidu sec à l'étuve nous donne 173,6 pour le 1^{er} et 145,87 pour le 2^e, c'est-à-dire que la couche la plus profonde offre encore le moins de possibilité d'imbibition, mais la différence n'est plus aussi marquée. Les deux échantillons subissent une perte d'imbibition de 1748,5 et de 1024,73.

II. — Fagne wallonne.

L'échantillon a été prélevé le 29 juillet 1937. Les fossés de drainage sont à sec; la fagne est sèche. Nous prélevons un

échantillon à 0^m50, où nous atteignons le maximum de profondeur de tourbe. En descendant vers la Hell, il nous est permis d'effectuer trois prises superposées à 0^m50, 1 m., 1^m50. Pour ces quatre échantillons, nous avons obtenu les résultats suivants (tableau V) :

TABLEAU V

FAGNE WALLONNE

Détermination du poids sec à l'étuve.

Hauteur de la tourbe en m.	Prise d'essai en gr.	Résidu sec en gr.	Résidu sec en %	Perte d'eau en gr.	Teneur en eau en %
0,50	42,77	8,85	20,69	33,92	79,31
0,50	38,92	8,22	21,12	30,70	78,80
1,00	43,24	4,91	11,35	38,33	88,65
1,50	44,63	4,39	9,83	39,24	91,17

Détermination du poids sec à l'exsiccateur sulfurique.

0,50	5,00	1,14	22,8	3,86	77,2
1,00	5,00	0,625	12,5	4,375	87,5
1,50	5,00	0,725	14,5	4,277	85,5

Détermination de l'imbibition maximum de la tourbe fraîche.

Hauteur de la tourbe en m.	Prise d'essai en gr.	Quantité obtenue en gr.	Augmentation en %	Imbibition maximum en % poids sec
0,50	10,00	17,93	79,3	866,6
0,50	10,00	23,25	132,5	1100,8
1,00	10,00	13,00	30,0	1145,3
1,50	10,00	14,06	40,6	1430,3

**Détermination de l'imbibition maximum de la tourbe
après dessiccation à l'étuve.**

Hauteur de la tourbe en m.	Prise d'essai en gr.	Quantité obtenue en gr.	Augmentation en %	Imbibition maximum en % poids sec	Perte de possibilité d'imbibition en % poids sec
0,50	5,00	8,36	67,2	167,2	699,4
0,50	5,00	9,06	81,2	181,2	919,6
1,00	4,18	6,74	40,41	140,41	1004,89
1,50	4,00	7,34	83,5	183,5	1246,8

**Détermination de l'imbibition maximum de la tourbe
après dessiccation à l'exsiccateur sulfurique.**

Hauteur de la tourbe en m.	Prise d'essai en gr.	Quantité obtenue en gr.	Augmen- tation en %	Correspon- dance en poids sec	Imbibition maximum en % poids sec	Perte de possibilité d'imbibition max. en % poids sec
0,50	1,0028	3,9462	293,5	0,924	427	673,8
1,00	0,5798	1,4558	151,08	0,5264	276,5	868,8
1,50	0,7108	1,533	115,6	0,481	316,5	1113,8

Hauteur de la tourbe en m.	Prise d'essai en gr.	Volume en c. c.	Densité
0,50	42,77	41,42	1,041
0,50	38,92	42,56	0,914
1,00	43,24	41,85	1,033
1,50	44,63	43,81	1,019

On constate que le % de la teneur en eau obtenue par la dessiccation à l'étuve ou à l'exsiccateur sulfurique est sensiblement le même pour chaque essai. Le % de teneur en eau semble augmenter avec la profondeur; l'imbibition maximum de la tourbe à l'état frais, exprimée en % poids sec, fait de même. La perte de possibilité d'imbibition, soit après dessiccation à

l'étuve, soit à l'exsiccateur sulfurique, augmente aussi avec la profondeur.

Après l'une ou l'autre dessiccation, la tourbe ne parvient pas à reprendre la teneur en eau nécessaire pour la ramener à son état de prélèvement; la dessiccation à l'exsiccateur sulfurique l'altère moins que la dessiccation à l'étuve. Il semble du moins que l'on puisse tirer cette conclusion du fait que la différence qui existe entre la possibilité d'imbibition maximum et celle que la tourbe possède après dessiccation est moins élevée dans le cas de dessiccation sulfurique que dans le cas de dessiccation à l'étuve.

III. — Tourbière de Botrange.

Prélèvement le 2 août 1937 : fossés presque à sec.

Nous avons prélevé des échantillons à cinq profondeurs différentes, mais toujours toutes superposées en un même endroit : 0^m50, 1 m., 1^m50, 2 m., 2^m50. Voici les résultats obtenus dans le tableau VI :

TABLEAU VI
FAGNE DE BOTRANGE
Détermination du poids sec à l'étuve.

Hauteur de la tourbe en m.	Prise d'essai en gr.	Résidu sec en gr.	Résidu sec en %	Perte d'eau en gr.	Teneur en eau en %
0,50	43,78	8,19	18,7	35,59	81,3
1,00	42,48	5,20	12,24	37,28	87,76
1,50	42,05	3,86	9,18	38,19	90,82
2,00	44,65	4,09	9,16	40,56	90,84
2,50	43,45	3,92	9,02	39,53	90,98

Détermination du poids sec à l'exsiccateur sulfurique.

0,50	5,00	0,91	18,2	4,09	81,8
1,00	5,00	0,52	10,4	4,48	89,6
1,50	5,00	0,52	10,4	4,48	89,6
2,00	5,00	0,575	11,5	4,425	88,5
2,50	5,00	0,48	9,6	4,52	90,4

Hauteur de la tourbe en m.	Prise d'essai en gr.	Volume en c. c.	Densité
0,50	43,78	41,74	1,049
1,00	42,48	41,08	1,034
1,50	42,05	40,57	1,036
2,00	44,65	43,01	1,038
2,50	43,45	41,92	1,036

Détermination de l'imbibition maximum de la tourbe fraîche.

Hauteur de la tourbe en m.	Prise d'essai en gr.	Quantité obtenue en gr.	Augmentation en %	Imbibition maximum en % poids sec
0,50	40,00	17,16	71,6	917,6
1,00	40,00	17,82	78,2	1455,8
1,50	40,00	17,09	70,9	1861,8
2,00	40,00	17,78	77,8	1941,0
2,50	40,00	16,96	69,6	1880,2

**Détermination de l'imbibition maximum de la tourbe
après dessiccation à l'étuve.**

Hauteur de la tourbe en m.	Prise d'essai en gr.	Quantité obtenue en gr.	Augmentation en %	Imbibition maximum en % poids sec	Perte d'imbibition maximum en % poids sec
0,50	5,00	7,6	52,0	152,0	765,6
1,00	5,00	8,00	61,0	160,0	1295,8
1,50	3,84	7,62	98,4	198,4	1663,2
2,00	4,09	7,62	86,3	186,3	1754,7
2,50	3,92	6,18	57,6	157,6	1722,6

**Détermination de l'imbibition maximum de la tourbe
après dessiccation à l'exsiccateur sulfurique.**

Hauteur de la tourbe en m.	Prise d'essai en gr.	Quantité obtenue en gr.	Augmen- tation en %	Correspon- dance en poids sec	Imbibition maximum en % poids sec	Perte de possibili- té d'imbibition max en % poids sec
0,50	0,8182	2,8504	248,3	0,8406	339,9	577,9
1,00	0,5202	2,0386	291,8	0,6122	332,9	1122,9
1,50	0,5218	1,9178	267,5	0,46058	416,3	1445,3
2,00	0,5011	1,8039	259,9	0,3999	451,0	1491,0
2,50	0,4730	1,0548	123,0	0,4493	234,7	1645,5

Le % de la teneur en eau, donné par la dessiccation à 115°, est voisin de celui obtenu par la dessiccation sulfurique; ce % augmente avec la profondeur. L'augmentation maximum de la teneur en eau de la tourbe fraîche ne varie guère avec la profondeur; la moyenne serait d'environ 73,6 % du poids frais, tandis que la possibilité d'imbibition calculée en poids sec augmente pour les trois premiers essais, puis semble rester presque stationnaire.

Après dessiccation à l'étuve, on constate que l'augmentation d'imbibition ne peut être ramenée à une moyenne comme dans le cas d'imbibition à l'état frais. Elle augmente d'une façon non proportionnelle, atteint un maximum à la couche de 1^m50, puis redescend ensuite. L'augmentation après dessiccation sulfurique suit la même allure que dans le cas précédent; toutefois le maximum, ici, est donné par l'échantillon prélevé à la profondeur de 1 m.

En comparant l'augmentation réelle de la tourbe après dessiccation sulfurique ou à l'étuve, et l'augmentation qu'elle aurait dû obtenir si elle s'était réimbibée à son maximum, nous constatons une diminution très forte dans la possibilité d'imbibition, diminution qui, dans certains cas, s'élève jusqu'à 1754 % de son poids sec. Dans le cas de la dessiccation sulfurique, la perte est moins forte en général. La différence entre la perte de possibilité d'imbibition maximum après dessiccation à l'étuve et celle après dessiccation sur l'acide sulfurique donne presque, pour chaque échantillon, une différence d'environ 200 %.

C. — TOURBIÈRE DRAINÉE ET PLANTÉE

Tourbière de la Hoegne.

Prélèvement le 5 août 1937. Les résultats obtenus sont consignés dans le tableau VII.

Remarques.

Le % de teneur en eau donné par les deux sortes de dessiccation donne une moyenne de 84 %.

Ici, la possibilité d'augmentation à l'état frais est la même pour les trois profondeurs. La possibilité d'imbibition maximum, exprimée en % poids sec, offre ici des divergences; c'est la couche de 1 m. qui offre le plus grand % d'imbibition à l'état frais et après dessiccation à l'étuve. Pour la dessiccation après dessiccation sulfurique, le deuxième essai fut perdu au cours des opérations, mais les deux autres sont tout à fait différents.

Après dessiccation à l'étuve, le % d'augmentation est très voisin pour chaque essai, tandis qu'après dessiccation sulfurique, les deux essais donnent à 0^m50 : 210,1 % et à 1^m50 : 127,6 %.

La perte de possibilité d'imbibition de la couche de 1 m. est la plus élevée dans le cas de dessiccation à l'étuve; les deux couches extrêmes 0^m50 et 1^m20 après dessiccation sulfurique ont la même perte.

La comparaison entre l'imbibition réelle après dessiccation et le maximum qu'elle aurait dû atteindre si elle s'était réimbibée au maximum qu'elle avait obtenu à l'état frais, montre ici encore une très forte différence.

TABLEAU VII

HOEGNE

Détermination du poids sec à l'étuve.

Hauteur de la tourbe en m.	Prise d'essai en gr.	Résidu sec en gr.	Résidu sec en %	Perte d'eau en gr.	Teneur en eau en %
0,50	44,19	6,91	15,6	37,28	84,4
1,00	44,52	5,37	12,0	39,15	88,0
1,20	42,77	7,90	18,4	34,38	81,6

Détermination du poids sec à l'exsiccateur sulfurique.

Hauteur de la tourbe en m.	Prise d'essai en gr.	Résidu sec en gr.	Résidu sec en %	Perte d'eau en gr.	Teneur en eau en %
0,50	5,00	0,885	17,7	4,15	82,3
1,00	5,00	0,76	15,2	4,24	84,8
1,20	5,00	0,755	15,10	4,245	84,9

Détermination de l'imbibition maximum de la tourbe fraîche.

Hauteur de la tourbe en m.	Prise d'essai en gr.	Quantité obtenue en gr.	Augmentation en %	Imbibition maximum en % poids sec
0,50	10,00	18,32	83,2	1174,3
1,00	10,00	18,04	80,4	1503,3
1,20	10,00	18,20	82,0	989,1

**Détermination de l'imbibition maximum de la tourbe
desséchée à l'étuve.**

Hauteur de la tourbe en m.	Prise d'essai en gr.	Quantité obtenue en gr.	Augmentation en %	Imbibition maximum en % poids sec	Perte d'imbibition maximum en % poids sec
0,50	5,00	7,73	54,6	154,6	1019,7
1,00	5,00	7,67	53,4	153,4	1349,9
1,20	5,00	8	60	160	829,1

**Détermination de l'imbibition maximum de la tourbe desséchée
à l'exsiccateur sulfurique.**

Hauteur de la tourbe en m.	Prise d'essai en gr.	Quantité obtenue en gr.	Augmen- tation en %	Correspon- dance en poids sec	Imbibition maximum en % poids sec	Perte de possibi- lité d'imbibition maximum en % poids sec
0,50	0,6614	2,051	210,1	0,5824	352	822
1,20	0,6412	1,4596	127,6	0,7813	188	801,1

Hauteur de la tourbe en m.	Prise d'essai en gr.	Volume en c. c.	Densité
0,50	44,49	43,01	1,027
1,00	44,52	43,81	1,016
1,20	42,77	41,92	1,020

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

1° La dessiccation à l'exsiccateur sulfurique, dans tous les cas, enlève à la tourbe à peu près le même pourcentage de teneur en eau que la dessiccation à l'étuve.

2° Dans les tourbières drainées, le pourcentage de teneur en eau augmente avec la profondeur, ce qui semble normal, étant donné que les parties supérieures sont plus exposées à la dessiccation et au drainage (ce dernier surtout); tandis que dans les tourbières vierges, le pourcentage de teneur en eau varie très peu d'une couche à l'autre.

3° En général, l'imbibition maximum de la tourbe à l'état frais semble donner les résultats les plus élevés pour les premières couches; mais il est plus exact de calculer la possibilité d'imbibition par rapport au poids sec obtenu à l'étuve, et dans ce cas, il apparaît très nettement que, pour les tourbières vierges (Neckel et Drello), c'est la première couche qui présente la plus grande possibilité d'imbibition; tandis que pour les tourbières drainées, si l'on excepte Neckel, ce sont les couches profondes, au contraire, qui offrent la plus grande possibilité d'imbibition.

4° Si l'on compare la possibilité d'imbibition maximum, exprimée en poids sec, des tourbières drainées et non drainées, nous constatons que ce sont les tourbières vierges qui offrent la plus grande possibilité d'imbibition; en effet, le maximum obtenu s'élève à **2829**, le minimum étant très voisin du maximum des tourbières drainées **1922**; ce qui nous pousse à croire que les tourbières drainées (c'est-à-dire qui ont subi un commencement de dessiccation artificielle) sont constituées par de la tourbe partiellement altérée. Cette constatation se complète par la suivante :

5° La perte de la possibilité d'imbibition augmente avec la profondeur dans le cas des tourbières drainées (wallonne,

Botrange), tandis qu'elle diminue avec la profondeur pour les essais de Neckel et du Trou Bouly et semble rester très voisine pour les différents essais de Drello.

6° Dans tous les cas, la dessiccation sulfurique semble ne pas altérer la tourbe aussi profondément que la dessiccation à l'étuve. Mais, de toute façon, la tourbe desséchée ne possède plus la même possibilité d'imbibition qu'elle avait avant dessiccation, puisque nous ne sommes pas parvenus à la ramener à l'état qu'elle possédait lors de son prélèvement.

Ces premiers résultats nous ont donné différentes indications, que nous nous proposons de poursuivre dans un prochain travail.

Station du Mont Rigi. Directeur : R. Bouillenne.
Août 1937.

CONTRIBUTION À L'ÉTUDE DES FACTEURS DE LA NEOFORMATION ET DE LA CROISSANCE DES RACINES.

RHIZOCALINE, HÉTÉROAUXINE, ACIDES AMINÉS VITAMINE B₁.

PAR Ray. et M. BOUILLENNE

En 1933, R. BOUILLENNE a publié sur la néoformation des racines dans les plantules de *Impatiens Balsamina* (1), un mémoire incorporé dans un ensemble où figure également un travail de Fr. WENT concernant l'apparition des racines sur les boutures de *Acalypha*.

Ces deux recherches indépendantes démontraient l'existence de facteurs spécifiques provoquant la néoformation radiculaire.

L'historique de cette hypothèse postulée précédemment par SACHS (2) et reprise par Fr. WENT en 1929 (3) ne sera pas refait ici.

Nous avons appelé ce facteur spécifique : *rhizocaline*.

A ce sujet, R. BOUILLENNE a écrit, p. 56 et 57. *Le problème est limité à la question de l'apparition d'un membre végétal bien déterminé, racine avec type de structure et dynamisme de croissance défini. Il s'agit de remplacer (pour les hypcotyles des plantules de IMPATIENS BALSAMINA, l'influence des cotylédons, c'est-à-dire : 1) maintenir les hypcotyles en vie, 2) produire des néoformations de racines adventives en nombre déterminé, 3) donner à ces nouvelles racines la possibilité de s'allonger* ».

Il avait choisi comme matériel d'expériences des plantules, afin d'éviter les écueils considérables que les boutures ont toujours opposé à l'analyse des facteurs de l'apparition des racines.

(1) R. BOUILLENNE et WENT, 1933. — *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg*.

(2) SACHS, 1893. — *Über Wachstum perioden und Bildungsreize*, Rhynot Notijen, VI, Marburg.

(3) WENT F., 1929. — *Koninkl. Akad. v. Wetenschap*, Amsterdam.

En effet, les boutures, avec ou sans feuilles, sont un matériel adulte, riche en réserves nutritives et complexes fermentaires incomplètement connus ou analysables, tandis que les plantules sont limitées au cours de leur germination par ce que contient et libère la graine ou les cotylédons.

Grâce aux résultats obtenus sur les plantules d'*Impatiens Balsamina*, il a pu tirer, (1933) les conclusions principales suivantes :

» L'apparition et l'accroissement des méristèmes radiculaires (sur l'hypocotyle) dépendent uniquement, dans les premières phases du développement, de substances contenues dans les cotylédons (page 38, conclusion 24). Ces substances sont de trois sortes (page 85) :

- » 1) rhizocaline (facteur spécifique d'organisation) ;
- » 2) nutrition (entre autre hydrocarbonée) (les sucres se montrent facteur limitant dans des hypocotyles inanitiés) (conclusion 47) ;
- » 3) action des oxydations cellulaires qui sont contrôlées dans les plantules par les enzymes et qui ont pu être augmentées dans nos expériences par une élévation de la tension d'oxygène » (page 75).

Les expériences faites avec des extraits de tissus cotylédonnaires d'*Impatiens Balsamina*, de même qu'avec des extraits de son de riz, ont montré (conclusion 42) « que les plantules résistent mal à l'action toxique des substances contenues dans ces extraits, même lorsque ceux-ci sont bouillis. Mais cependant l'extrait de son de riz total provoque une légère augmentation des néoformations radiculaires » (conclusion 50).

BOUILLENNE et WENT (1933) ont postulé qu'il existait d'autres graines que celle de Balsamine, contenant une rhizocaline capable d'agir sur les hypocotyles expérimentés (page 68).

Lorsque THIMANN et WENT, 1934, (4) ont tenté d'isoler la rhizocaline du son de riz, ils ont obtenu une substance qui avait les mêmes propriétés que l'auxine. Ils en ont conclu à l'identité de ces deux substances et ils ont attribué à l'auxine la fonction d'hormone néoformatrice de racines.

Cette conclusion semblait assez naturelle, à ce moment, lorsqu'on considérait l'action rhizogène de l'hétéroauxine, isolée par KÖGL et ses collaborateurs et plus tard synthétisée (5).

Depuis 1934, de nombreux travaux ont paru, montrant l'action radicigène sur des boutures, non seulement de l'hétéroauxine (acide 3 indolacétique), mais aussi de nombreux corps gazeux ou en solution : sous forme de tension d'oxygène augmentée (BOUILLENNE, 1933), sous forme de composés organiques les plus divers (ZIMMERMAN et son école, 1933-1937, sur boutures et plantes entières (6), gaz éthylène, acétylène, propylène, CO, acides indolylacétique, propionique, naphthalène-

(4) THIMANN et WENT, 1934. — *Proc. Kon. Akad. Wetensch.* Amsterdam, 37, 445-459.

(5) F. KEGGL, A. HAAGEN SMIT, H. ERXLEBEN, 1934. — *Z. Physiol. Chem.* 228, 90, 103.

(6) P. W. ZIMMERMAN, 1935. — *Contrib. Boyce Thompson Inst.* 7, 209-229.

acétique, des éthers naphtyl-acétonitrile, etc... ; les sels potassiques de ces divers corps (AVERY) (7) ; extraits de pollen, d'urine, etc..., incorporés à de la lano-line (LAIBACH et son école, 1933-1937 (8), composés voisins de l'hétéroauxine : acides indène - 3 - acétique et coumaryl - 1 - acétique (9) THIMANN, (1935).

Il est à remarquer que cette action des auxines d'une part, est provoquée par des concentrations très fortes, non biologiques (11) et d'autre part, elle s'adresse à un matériel de boutures qui, dans beaucoup d'expériences, ont gardé feuilles et bourgeons et sont exposées à la lumière.

C'est pour cette raison qu'au Sixième Congrès International de Botanique tenu en 1935 à Amsterdam, R. BOUILLENNE a affirmé qu'à la suite d'expériences réalisées dans ses laboratoires en 1934-35, il ne fallait pas confondre rhizocaline et auxines et attribuer à ces dernières l'orientation des nouvelles cellules formées en structures typiques de racines. Il proposait de ne pas abandonner le terme et surtout l'hypothèse de travail d'un organisateur : rhizocaline (page 304, volume I des Proceedings, Amsterdam, 1935).

COOPER en 1936 (10) montre par des expériences sur boutures de *Citrus* qu'une application, à la base de la bouture, d'auxines en forte concentration aboutit à une abondante formation de racines, spécialement lorsque les feuilles sont présentes, mais que si, après cette première application d'auxine, la portion traitée de la bouture est enlevée, une nouvelle application d'auxine dans les mêmes conditions ne fait apparaître aucune racine en nombre supérieur aux témoins. COOPER conclut que l'auxine cause l'accumulation à la base des boutures traitées de la rhizocaline, facteur de néoformation radiculaire. Cet auteur semble donc avoir, par une autre voie, redécouvert la rhizocaline,

Au récent Congrès sur les Phytohormones organisés à Paris en octobre 1937 par l'Institut International de Coopération Intellectuelle et par les Unions Internationales des Sciences biologiques et de Chimie pure et appliquée, j'ai proposé d'ajouter aux phytohormones isolées et définies, la substance hypothétique, *rhizocaline*, qui serait directement responsable de l'organisation des structures caractéristiques des racines (11).

Dans les expériences qui vont être rapportées, nous avons essayé de résoudre la question suivante : l'hétéroauxine est-elle, comme l'ont supposé THIMANN et WENT (1934) le facteur spécifique directement responsable de la néoformation des racines, ou bien doit-elle être rangée dans la catégorie des substances ayant soit une action accélératrice sur le métabolisme des tissus, soit une influence sur le déclenchement des mitoses cellulaires ?

(7) AVERY, BURKHOLDER, CREIGHTON, 1937. — *Am. Journ. Bot.* 24, 226-232.

(8) LAIBACH et MASCHMANN, 1933. — *Jahrb. Wiss. Bot.*, 78, 399-430.

(9) THIMANN, 1935. — *Proc. Kon. Akad. Wetensch.*, 38, 896-912.

(10) COOPER, 1936. — *Plant Physiology*, 11, 779-793.

(11) *Etudes et Recherches sur les Phytohormones*, G. S. AVERY, R. BOUILLENNE, P. BOYSEN-JENSEN, R. DOSTAL, F. KÖGL, V. G. KONINGSBERGER, NIELS-NIELSEN, M. J. SIRKS, C. ZOLLIKOFER, Inst. intern. de Coop. intellect., Paris, 1938.

TECHNIQUE

Nous avons fait des essais comparatifs sur plantules et boutures.

Le matériel de plantules est le même que celui que nous avons utilisé dans nos premières recherches : *Impatiens Balsamina*. Il se montre très favorable par son homogénéité au cours de la germination.

Les boutures ont été prises sur des plantes herbacées, adultes de la même espèce.

Impatiens Balsamina a été traité en vue de nos essais de deux manières :

1) Nous avons utilisé des plantules provenant de graines de grosseur identique soigneusement triées par leur passage sur un tamis spécial, inanitiées par une technique déjà décrite (germination à l'obscurité sur papier filtre, atmosphère humide, température de 26°). Après 8-10 jours, les hypocotyles ont 6-8 cm. de hauteur. Ils sont amputés de leurs cotylédons et de la gemmule. Ils sont laissés en contact avec les racines principales pendant 6-8 jours. Celles-ci sont ensuite enlevées. Cette technique nous fournit ainsi un matériel d'hypocotyles qui, mis dans l'eau, est incapable de former une seule racine et meurt après une huitaine de jours. Il ne faut pas confondre étiolement et inanition. En effet, les hypocotyles de plantes étioilées sont restées en contact avec le contenu des cotylédons, tandis que les hypocotyles inanitiés sont pendant 6-10 jours progressivement vidés de leurs réserves au profit des racines.

Dans son travail (1933), R. BOUILLENNE a montré que les hypocotyles inanitiés, mis dans du saccharose à 1 1/2 %, sont capables de faire apparaître un nombre limité de racines, constant dans une même variété de graines. Les graines de 1933 (utilisées à Buitenzorg) donnaient des hypocotyles dont le nombre maximum de racines était 7-8. Celles de nos expériences actuelles (Vilmorin double cramoisi, carminé) fournissent des hypocotyles inanitiés dont le maximum de racines en solution de saccharose purissime à 1 1/2 % est de 17-19.

Les hypocotyles sont placés individuellement chacun dans des tubes soudés à une rampe en verre par leur base. Cette disposition permet un facile renouvellement des solutions. Celles-ci ont été changées de une à deux fois par jour. La rampe est placée dans une étuve biologique à 26 °, humidité 80-85 %. Une ampoule électrique de 25 Watts enveloppée de papier blanc a été maintenue allumée afin d'éviter autant que possible l'infection par des bactéries gélifiant les solutions sucrées et amenant une altération des hypocotyles.

2) Nous avons expérimenté des jeunes plantes ayant germé normalement sur terreau, à la lumière, dans une serre de physiologie et portant, au moment des essais 4 à 6 paires de feuilles.

RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX.

1) ACTION DE L'HÉTÉROAUXINE, DES ACIDES AMINÉS, DE LA VITAMINE B₁ SUR HYPOCOTYLES INANITIÉS D'IMPATIENS BALSAMINA.

1^{re} EXPÉRIENCE. Nous avons déjà montré que les hypocotyles inanitiés mis dans l'eau meurent rapidement sans avoir formé de racines adventives.

Placés en solution de saccharose purissime à 1 1/2 %, ils vivent une vingtaine de jours au cours desquels ils forment une moyenne de 17-19 racines dont certaines s'allongent et d'autres restent à l'état de pointes méristématiques nettement visibles à l'œil dès leur constitution à l'intérieur des tissus légèrement transparents dans cette espèce.

Nous additionnons les racines qui émergent et croissent dans le milieu à celles qui restent au tout premier début de leur organisation.

Afin d'éliminer de plus en plus l'action limitante, des facteurs de nutrition sur les hypocotyles expérimentés, nous avons soumis ces hypocotyles à l'action d'un mélange, en solution de saccharose, d'acides aminés (parties égales de glycocolle et d'alanine, Merck purissimes) et de vitamine B₁, (Merck), dont l'action sur la croissance prolongée des pointes radiculaires et d'embryons in vitro a été étudiée par BONNER et ADDICOT (12), par WHITE (13), BONNER et AXTMAN (14).

On sait aujourd'hui que la vitamine B₁ ou aneurine (VON EULER) est le facteur de croissance protoplasmique (Plasmawuchs).

Ces différents corps de même que l'hétéroauxine (MERCK) ont été mis en solution dans le saccharose à 1 1/2 %.

Divers lots de 10 hypocotyles sont mis respectivement dans :

- 1) Saccharose seul 1,5 %, témoin.
- 2) Hétéroauxine 3 mgr. % cc. de solution sucrée.
- 3) » 1,5 mgr. » » » »
- 4) » 1 mgr. » » » »
- 5) » 0,5 mgr. » » » »
- 6) » 0,25 mgr. » » » »
- 7) Ac. aminés 3 mgr. » » » »
- 8) » 1,5 mgr. » » » »
- 9) » 1 mgr. » » » »
- 10) Vitamine B₁ 0,02 mgr. » » » »
- 11) Ac. aminés, 1 mgr. + Vitamine B₁, 0,02 mgr. % cc. de solution sucrée.
- 12) Hétéroauxine 0,25 mgr. + Vitamine B₁ 0,02 mgr. % cc de solution sucrée.

(12) BONNER J. et ADDICOT Fr. 1937. — *Botanical Gazette*, **99**, 144.

(13) WHITE P. 1937. — *Plant Physiology*, **12**, 777.

(14) BONNER J, et AXTMAN G. 1937. — *Proc. Nat. Acad. Sc.* **238**, 453,

Comme notre matériel d'hypotocyles de *Impatiens Balsamina* est remarquablement homogène et que d'autre part nous avons travaillé sur un grand nombre d'individus, nous attachons beaucoup d'importance à la manière dont il va répondre à ces essais.

Dans ces conditions, nous désirons mettre le lecteur en présence des résultats directs en publiant le protocole de chaque expérience. Ce protocole est inséré à la fin de l'exposé.

Cependant afin de faciliter la lecture du texte, nous en avons extrait les chiffres moyens pour constituer les divers tableaux.

Dans les protocoles et les tableaux : * indique les hypotocyles qui ont été photographiés ; $\wedge$ correspond aux hypotocyles dont les racines ne se sont pas allongées et ne portent que des pointes méristématiques ; les chiffres en indices donnent la longueur de la plus longue racine de chaque individu ou de chaque lot.

Les résultats de la première expérience sont consignés dans le protocole I et le tableau I. Les Photographies groupent chaque fois les hypotocyles moyens des différents lots.

Le tableau I indique la moyenne, par hypotocyle, du nombre de racines apparues dans les différents lots, la longueur de la plus longue racine de chaque lot (chiffre entre parenthèse) et l'erreur moyenne sur le nombre de racines, ainsi que l'erreur probable individuelle.

On voit comme premier résultat la toxicité de l'hétéroauxine. Les concentrations de 3, 1,5, 1 et 0,5 mgr. d'hétéroauxine dans 100 cc. de solution sucrée, sont toxiques pour les hypotocyles qui meurent plus rapidement que les témoins, respectivement après 4-5 jours, 13 jours, 19 jours, 23 jours (Photos n^{os} 1-2-3-4).

Dans la concentration de 0,25 mgr. %, les hypotocyles vivent aussi longtemps que dans la solution de saccharose seul (Photo n^o 5).

Le nombre de racines (racines ou pointes méristématiques) ne peut guère être discuté pour les concentrations de 3, 1,5 mgr, étant donné la nécrose des tissus.

Pour les concentrations de 1 et de 0,5 mgr., le nombre final de racines est en moyenne le même que celui des témoins : 18,7 (15), 19,2 (10) contre 19 (20).

La concentration de 0,25 mgr. % montre un nombre légèrement plus élevé : 23 (15).

Au sujet de la longueur des racines, une remarque importante doit être faite : dans la plupart des solutions d'hétéroauxine, les racines qui se sont allongées sont toutes insérées au-dessus du liquide ; celles qui sont dans le liquide restent à l'état de pointes méristématiques. Ce fait montre bien le rôle inhibiteur de l'hétéroauxine à forte concentration dès qu'elle entre en contact avec les tissus méristématiques.

Dans la concentration de 0,25 mgr. %, trois hypotocyles sur dix ont des racines qui se sont allongées dans la solution.

La toxicité des acides aminés est moins grande, à concentrations égales, que celle de l'hétéroauxine. Cependant la partie inférieure des hypotocyles plongeant dans les solutions à 3 mgr. et 1,5 mgr. est altérée, parfois nécrosée. La mort de l'hypotocyle tout

EXPÉRIENCE 1

Néof ormation de racines adventives sur des hypocotyles de *Impatiens Balsamina*, inanitiés préalablement et plongés par la base dans les diverses solutions, d'une manière continue. (Les témoins dans l'eau ne font pas de racines).

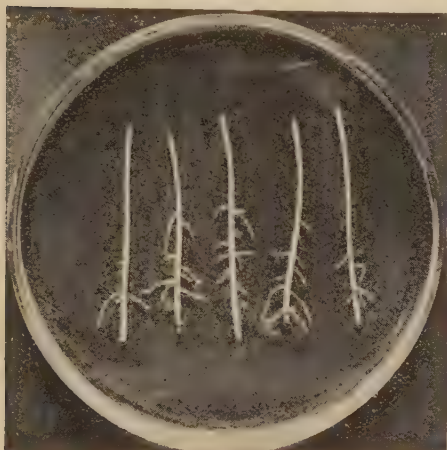


Photo 1.
Saccharose purissime, 1,5 gr. %.
Témoin après 9 jours.
(Moyenne, 12,3 (20) racines).



Photo 2.
Hétéroauxine, 1,5 mgr.% de la solut. de sacchar.
(après 9 jours, moyenne 9,7(10) racines).



Photo 3.
Hétéroauxine. 1 mgr.% de la solut. de saccharose.
(Après 9 jours, moyenne, 16,3(15) racines).



Photo 4.
Hétéroauxine 0.50 mgr.% de la solut. de sacchar.
(Après 23 jours, moyenne 19,2(10) racines).

EXPÉRIENCE I



Photo 5.
Hétéroauxine 0.25 mgr.% de la sol. de saccharose.
(Après 23 jours, moyenne 23(15) racines).

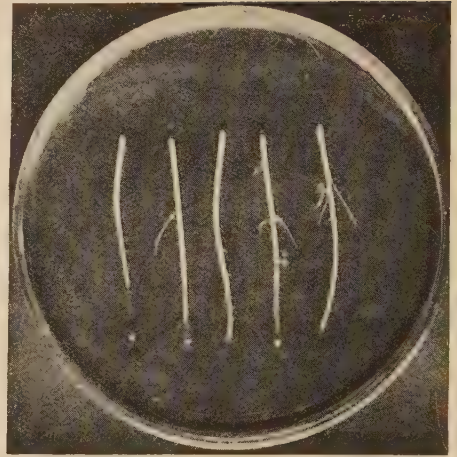


Photo 6.
Ac. aminés 3 mgr.% de la solut. de saccharose.
(Après 9 jours, moyenne 14,8(10) racines).



Photo 7.
Ac. aminés. 1.5 mgr.% de la solut. de saccharose.
(Après 9 jours, moyenne 13(10) racines).

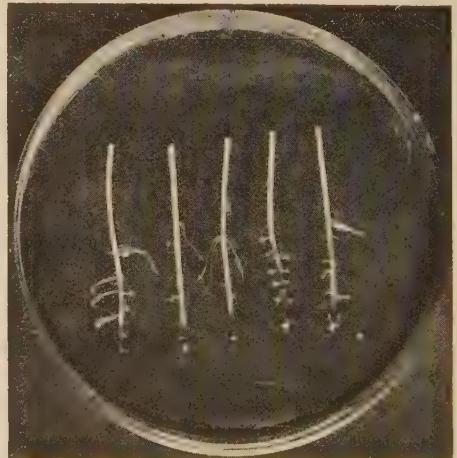


Photo 8.
Ac. aminés. 1 mgr.% de la solut. de saccharose.
(Après 9 jours, moyenne 15(12) racines).

entier se produit généralement après le même temps que celle des témoins pour la concentration de 3 mgr. %. Mais pour les concentrations de 1,5 mgr. et de 1 mgr. la longévité des hypocotyles dépasse celle des témoins de 5 jours et 12 jours.

Le nombre des racines est un peu plus considérable que dans les témoins ; au lieu de 19, nous avons respectivement 21.5, 23.3, 23 dans les concentrations de 3, 1.5, 1 mgr., avec des erreurs moyennes extrêmement faibles. (Photos n°s 6, 7 et 8).

Les longueurs maxima sont comprises entre 10 et 20 mm.

Les racines apparues à l'intérieur des solutions restent très courtes, exactement comme dans les solutions d'hétéroauxine. Seules s'allongent celles qui sont au-dessus du liquide sauf pour la solution la moins concentrée (1 mgr. %) dans laquelle plusieurs racines s'y sont allongées.

Ce résultat confirme celui de BONNER et ADDICOT sur la toxicité de certaines concentrations d'acides aminés pour des cultures in vitro de racines.

Dans la solution de vitamine B₁ à 0,02 mgr. %, le nombre des racines est inférieur à celui des témoins, mais la longueur est grande et atteint d'une façon homogène 65 mm. Les hypocotyles vivent à peine plus longtemps que les témoins. (Photo 9).

EXPÉRIENCE I

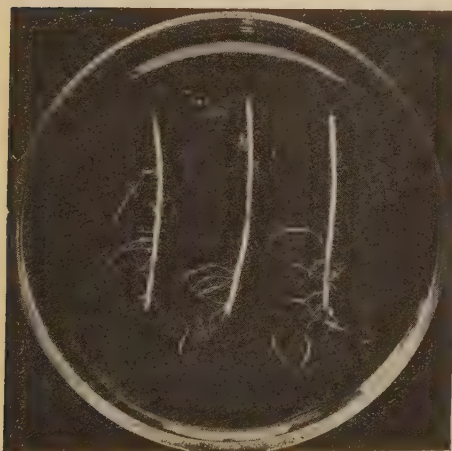


Photo 9.

Vitamine B₁ 0.02 mgr. % de la solut. de saccharose.
(Après 23 jours, moyenne 14,5(65) racines).

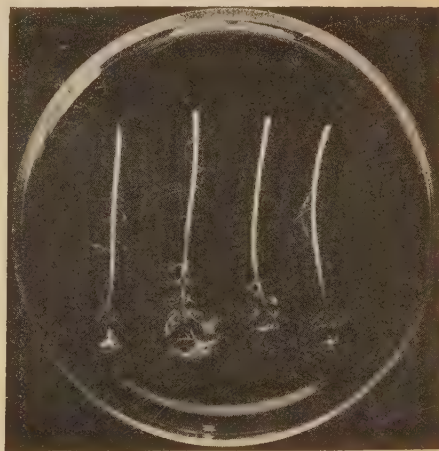


Photo 10.

Ac. aminés. 1 mgr. %.
Vitamine B₁ 0.02 mgr. %.
de la solution de saccharose.
(Après 25 jours, moyenne 16,5(40) racines).

Mais quand acides aminés et vitamine B₁ sont associés, on constate une nette augmentation de la durée de vie des hypocotyles qui, après 31 jours, sont encore en excellent état. Le nombre de racines reste inférieur (16.5) à celui des témoins, mais la longueur est uniformément plus considérable (40 mm.). (Photo 10).

Enfin, dans les essais où hétéroauxine, à 0,25 mgr. et vitamine B¹, à 0,02 mgr. pour 100cc. de solution sucrée sont associées, le nombre de racines est le même que dans l'hétéroauxine à la même concentration ; cependant la plus grande longueur des racines est plus considérable (30 m. au lieu de 15 m.), ainsi que la longévité.

2^e EXPÉRIENCE. Nous avons voulu éviter l'action toxique d'un contact prolongé des hypocotyles avec les solutions d'hétéroauxine tout en maintenant une concentration d'hétéroauxine suffisante pour déterminer une action nette : nous avons utilisé une solution d'hétéroauxine à 1 mgr. % cc. de solution de saccharose pendant un temps relativement court (24 heures), puis les hypocotyles ont été plongés, soit dans du saccharose à 1,5 %, soit dans une solution de saccharose contenant des acides aminés à la concentration de 1 mgr. % et de la vitamine B₁ à la concentration de 0,02 mgr. %.

Les témoins sont deux lots d'hypocotyles plongés soit dans du saccharose à 1,5 %, soit dans une solution de saccharose additionnée après 24 heures d'acides aminés et de vitamine B₁. Le protocole II, à la fin de cet exposé, donne tous les résultats obtenus. On verra comme ils sont homogènes. Le Tableau II résume ceux-ci et indique les erreurs probables.

Les chiffres de ce tableau représentent chacun la moyenne calculée sur 26 hypocotyles mis en expérience.

Les deux témoins nous donnent respectivement une moyenne très homogène de 19.6 racines dans le saccharose seul et de 20 dans le saccharose additionné d'acides aminés et de vitamine B₁. Le chiffre est donc à peu près le même en fin d'expérience mais il faut remarquer qu'au 14^{ème} jour, les témoins dans le sucre seul ont déjà 19.2 racines, tandis que ceux plongés dans le saccharose contenant les acides aminés et la vitamine B₁ n'en ont que 17.3. (Photos n° 11 et 13).

Il semble donc qu'il y ait ici un retard au début de l'expérience. Mais au 27^{me} jour, tous les témoins dans le saccharose sont morts et n'ont pas sensiblement augmenté leur nombre de racines, tandis que les seconds sont très bien vivants et possèdent une vingtaine de racines. Ils ne commencent à mourir qu'au 33^e jour de l'expérience.

La longueur maxima des racines chez ces deux types de témoins est comme dans la première expérience très différente : 30 mm. dans le premier cas, 55 mm. dans le second.

Sur les hypocotyles traités par l'hétéroauxine pendant 24 heures et plongés ensuite soit dans le sucre, soit dans le sucre additionné d'acides aminés et de vitamine B₁, on constate les faits suivants : dans le premier cas, 19.3 racines, de longueur maxima de 30 mm., sont obtenues après 14 jours et les hypocotyles commencent à mourir au 19^e jour et sont tous morts au 27^e, comme les témoins ; dans le second cas, 21.9 racines de longueur maxima de 60 mm. sont obtenues après 27 jours, tandis qu'au 14^e jour, ils en avaient 18.1 de longueur maxima de 35 mm. (Photos n° 12 et 14).

D'après cette expérience, l'hétéroauxine serait responsable de l'apparition de 1.9

EXPÉRIENCE II

Néoformation de racines sur hypocotyles de *Impatiens Balsamina*, dont les bases sont en contact avec les solutions pendant 24 heures seulement.



Photo 11.

Témoin 1 dans saccharose purissime à 1,5 gr.%.
(Après 14 jours, moyenne 19.2(30) racines).



Photo 12.

Hétéroauxine. 1 mgr.% de la solut. de saccharose
pendant 24 heures; puis saccharose seul.
(Après 14 jours, moyenne 19.3(30) racines).

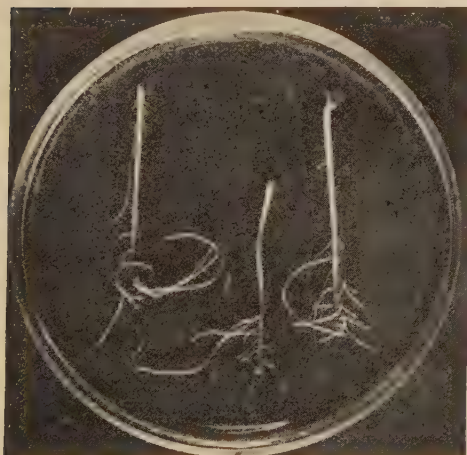


Photo 13.

Témoin 2. dans saccharose 1,5 gr.%
pendant 24 h.; puis saccharose + Ac. aminé.
1 mgr. %
+ Vitamine B¹. 0.02 mgr.% de la solut. de sacch.
(Après 14 jours, moyenne, 17,3(45) racines);



Photo 14.

Hétéroauxine. 1 mgr.% de la sol. de sacch. 1,5 gr.%
pendant 24 h.; puis saccharose + Ac. aminé.
1 mgr.% + Vitamine B¹. 0.02 mgr.%.
(Après 14 jours, moyenne 18.1(35) racines).

racines, ce qui est insuffisant pour lui attribuer un rôle de néoformation étant donné l'ordre de grandeur des erreurs moyennes probables et cela dans le cas le meilleur.

Les photos N° 12, 14 montrent nettement que les parties d'hypocotyles plongées dans la solution d'hétéroauxine pendant 24 heures ne manifestent pas de nécrose.

Dans les hypocotyles traités par l'hétéroauxine puis par des ac. aminés et de la vitamine B₁, dans la solution de saccharose, un seul hypocotyle a produit 37 racines.

Ainsi donc on peut conclure que, dans ces conditions de non toxicité, l'hétéroauxine est sans action appréciable sur la néoformation des racines, sauf une exception.

3^{me} EXPÉRIENCE.

Un autre moyen d'éviter la toxicité considérable de l'hétéroauxine à 1 mgr. % sur les hypocotyles inanitiés consiste à laisser séjourner ceux-ci 9 jours dans la solution de saccharose seul (1,5 %), puis à y ajouter les divers réactifs : acides aminés, hétéroauxine, vitamine B₁.

Le 10^e jour, 3 lots de 5 hypocotyles sont choisis ayant respectivement en moyenne, 10, 12.4, 12.8 racines (de longueur maxima moyenne de 12 mm).

Un 4^e lot d'hypocotyles très pauvres en racines est spécialement rassemblé, avec une moyenne de 8 racines (12 mm. de longueur).

A ces lots, on applique :

1^{er} lot : sol. de saccharose à 1,5 mgr. % seul (témoin) ;

2^e lot : » + acides aminés (1 mgr. %) ;

3^e lot : » + hétéroauxine (1 mgr. %) ;

4^e lot : » + vit. B₁ (0,02 mgr.) + ac. aminés (1 mgr. %).

Le Protocole III, placé à la fin du travail, et le Tableau III ci-après montrent des résultats que nous considérons comme très importants.

Les témoins qui ont séjourné dans le sucre ont 17 racines, de longueur maxima de 25 mm., le 23^e jour et sont mourants le 27^e jour. Ils ne diffèrent pas des témoins-sucre des autres expériences.

Les hypocotyles qui avaient 12.4 racines lorsqu'ils ont été mis en contact avec les acides aminés, ont 21.7 racines, de longueur maxima de 15 mm. le 23^e jour et 23.5 racines de longueur maxima de 15 mm. le 30^e jour. Ils sont morts, sauf deux, le 38^e jour. (Photo n° 16). Ce nombre est comparable à celui obtenu dans l'expérience I.

L'hétéroauxine appliquée à des hypocotyles qui ont 12.8 racines de longueur maxima de 12 mm., donne le 20^e jour de l'expérience 20 racines de longueur maxima de 25 mm. Les bases se nécrosent moins que dans les expériences précédentes. Ils sont tous morts le 27^e jour, comme les témoins. (Photo n° 17).

Conclusion 1.

Si l'on tient compte qu'au départ, les témoins avaient 10 racines et que les hypocotyles traités avaient une moyenne de 12.8 racines, on peut conclure que l'hétéro-

TABLEAU II

Néoformation de racines sur hypocotyles de IMPATIENS BALSAMINA dont les bases sont en contact avec les diverses solutions pendant 24 heures.

Nombre de jours d'expérience	TÉMOIN 1 : saccharose seul 1,5 gr. %	Sacch. + hétéroauxine 1 mgr. % pendant 24 heures, puis saccharose seul.	TÉMOIN 2 : saccharose pendant 24 h., puis sacch. + ac. aminés 1 mgr. % + vitami- ne B 1 0,02 mgr %	Sacch. + hétéroauxine 1 mgr. % pendant 24 heures, puis sacch. + ac. aminés 1 mgr. % + vitamine B1 0,02 mgr. %
5	12,5 (5)	12,6 (6)	—	13,3 (4)
10	16,4 (15)	16,3 (20)	15 (30)	15,4 (30)
12	17,6 (25)	18,7 (30)	16,4 (35)	17,3 (35)
14	* 19,2 (30) photo n° 11	* 19,3 (30) photo n° 12 <i>erreurs probables :</i> 1. individuelle : 3,15. 2. moyenne : 0,70.	* 17,3 (45) photo n° 13.	* 18,1 (35) photo n° 14.
19	19,6 (30) <i>erreurs probables :</i> 1. individuelle : 1,9. 2. moyenne : 0,4.	mourants.	—	—
27	+	+	20 (55) <i>erreurs probables :</i> 1. individuelle : 2,85. 2. moyenne : 0,73	21,9 (60) <i>erreurs probables :</i> 1. individuelle : 4,62 2. moyenne : 1.
34			mourants.	mourants.

Les chiffres, aux différents jours d'expérience indiquent la moyenne, sur 26 hypocotylse, des racines apparues par hypocotyle.

Les chiffres () indiquent la plus grande longueur des racines.

Le protocole de cette expérience est donné à la fin du travail, (protocole n° II).

Le signe +, mort des hypocotyles ; * correspond aux Photos.

TABLEAU III

Néoformation de racines sur hypocotyles de IMPATIENS BALSAMINA. dont les bases ont séjourné pendant 9 jours, préalablement aux essais, dans une solution de saccharose 1,5 gr % seul.

Nombre de jours d'expérience	1 ^{er} lot Saccharose seul 1,5 gr. %	2 ^e lot Saccharose seul	3 ^e lot jusqu'au 10 ^e jour,	4 ^e lot puis addition de :
		acides aminés 1 mgr. %	hétéroauxine 1 mgr. %	ac. aminés 1 mgr. % + vitamine B ₁ 0,02 mg. %
10	10 (12)	12,4 (12)	12,8 (12)	8 (12)
12	12 (20)	14,6 (12)	13,6 (15)	—
14	13,4 (20)	16,8 (15)	14,6 (20)	9 (25)
17	14,6 (25)	17,4 (15)	17 (20)	—
20	* 16 (25) photo n° 15	* 20 (15) photo n° 16.	20 (25) photo n° 17 <i>erreurs probables :</i> 1. individuelle : 1,32. 2. moyenne : 0,60.	10 (25)
23	17 (25) <i>erreurs probables :</i> 1. individuelle : 1,51. 2. moyenne : 0,67.	21,7 (15)	mourants.	—
27	mourants	22,7 (15)	+	16,7 (40)
30	+	23,5 (15) <i>erreurs probables :</i> 1. individuelle : 1,46. 2. moyenne : 0,73.		—
38		+	deux vivent encore	bien vivants 23 (60) <i>erreurs probables :</i> 1. individuelle : 2,7. 2. moyenne : 1,58.

Les chiffres dans les colonnes indiquent aux différents jours d'expérience, la moyenne sur 5 hypocotyles, des racines, apparues par hypocotyle.

Le protocole de cette expérience est donné à la fin du travail (protocole III).

EXPÉRIENCE III

Néoformation de racines sur hypocotyles de *Impatiens Balsamina*, dont les bases ont séjourné pendant 9 jours, préalablement aux essais dans une solution de saccharose à 1,5 gr. %. — (Voir Tableau III).



Photo 15.
Saccharose seul et continuellement.
(Après 20 jours, moyenne 16(25).



Photo 16.
Saccharose à 1.5 gr.% pendant 9 jours;
puis saccharose + Ac. aminés, 1 mgr.%.
(Après 20 jours, moyenne 20(15) racines).



Photo 17.
Saccharose à 1.5 gr.% pendant 9 jours.
Puis Hétéroauxine, 1 mgr.% de la solut. de sacchar.
(Après 20 jours, moyenne 20(25) racines).

auxine ne provoque aucune racine supplémentaire car en fin d'expérience, les témoins en ont 7 de plus et les hypocotyles traités, 7,2 (Photo 17). Ce résultat confirme celui de l'expérience II.

Le résultat le plus remarquable de cette expérience est celui obtenu par addition à la solution sucrée, d'acides aminés et de vitamine B₁, lorsque les hypocotyles ont été choisis, après 10 jours de traitement au saccharose seul, parmi ceux qui avaient formé seulement 8 racines (12 mm. de longueur maxima).

Le 20^e jour de l'expérience, ils n'ont encore que 10 racines, mais le 38^e jour, ils sont encore bien vivants et ont une moyenne de 23 racines de longueur maxima de 60 mm., c'est-à-dire qu'ils ont le même nombre de racines que dans les acides aminés, mais la longueur des plus grandes racines est quadruplée.

Conclusion 2.

En apportant aux hypocotyles inanitiés, les éléments et facteurs de nutrition (sucre, acides aminés, vitamine B₁) nous obtenons une lente mais abondante néoformation radiculaire et une prolongation très nette de la vie des hypocotyles.

Il est curieux de rapprocher ce dernier chiffre 23, de celui identique obtenu précédemment lorsque nous avons fait agir directement sur les hypocotyles inanitiés une solution sucrée additionnée, soit de 0,25 mgr. d'hétéroauxine, soit de 0,25 mgr. d'hétéroauxine et de 0,02 mgr. de vitamine B₁, (voir Tableau I).

Conclusion 3.

Dans ces expériences l'hétéroauxine ne semble pas avoir, (en présence de vitamine B₁), d'autre action que celle des acides aminés.

2) ACTION DE L'HÉTÉROAUXINE SUR DES HYPOCOTYLES NON INANITIÉS DE PLANTES ADULTES.

Jusqu'à présent, nous avons expérimenté sur des hypocotyles légèrement étiolés, inanitiés pendant 8-9 jours et soustraits depuis le début de la germination à l'influence de la lumière.

Nous avons remplacé les éléments et facteurs nutritifs par saccharose, acides aminés, vitamine B₁ ; dans ces conditions, l'hétéroauxine appliquée en concentrations toxiques ou non toxiques n'a montré de manière appréciable aucune influence rhizogène. Elle ne fonctionne pas comme un facteur spécifique de la néoformation des racines.

Dans les trois expériences suivantes, nous avons utilisé comme matériel, des hypocotyles et épicotyles de plantes (venant de graines non triées) ayant germé sur terreau en serre, dans des conditions d'éclairement et de température optimales, et portant 4-6 paires de feuilles. A ce moment, on découpe des morceaux de longueur égale (12 cm.) d'hypocotyle et d'épicotyle (premier entre-nœud de la tige après le nœud cotylédonnaire).

TABLEAU IV

Néoformation de racines sur hypocotyles et épicotyles découpés dans des plantes de IMPATIENS BALSAMINA Adultes (4-6 paires de feuilles).

Nombre de jours d'expérience	Saccharose 1,5 gr. %		Saccharose + hétéroauxine 1 mgr. % 1,5 gr. pendant 12 jours, puis saccharose 1,5 gr. %	
	hypocotyles	épicotyles.	hypocotyles	épicotyles.
12		0	5 [^]	0
		0	4 [^]	0
			0	4 [^]
			6 ₂	5 ₂
			7 [^]	5 [^]
			0	3 [^]
22	10 ₁₅ * Photo n° 20	6 ₃ * Photo n° 18	* 5 [^] (mourant)	* 15 ₁₂
	6 ₂₅	8 ₂₅	18 ₂₅ Photo	15 ₁₂ Photo
	8 ₁₂	10 ₂₅	16 ₁₂ n° 21	12 ₄ n° 19
	16 ₁₀	8 ₄	45 ₄₀ toutes les	40 ₂₀ toutes les
	16 ₂₀	10 ₆	bases	bases
	5 ₃	7 ₅	14 ₄₀ sont	50 ₂₀ sont
			30 ₄₀ malades	50 ₂₀ malades
Totaux. Moyenne sur 6 fragments Erreurs probables : 1. individuelle 2. moyenne.	61	49	109	182
	10 ₍₂₅₎	8 ₍₂₅₎	18 ₍₄₀₎	30 ₍₂₀₎
	3,55	1	5,9	12,3
	0,63	0,37	2,38	5
30	Moyenne sur 6 fragments			
	10	8	+	mourants ou +
	bien vivants	bien vivants		
42	Moyenne sur 6 fragments			
	10 ₂₅₀	8		
	bien vivants * Photo 20 bis.	mourants.		
Obser- vations	le nombre des racines n'augmente pas, la longueur des racines atteint 250 mm. photo n° 20 bis.		les racines qui se sont allongées se trouvent au-dessus du liquide.	les racines qui se sont allongées se trouvent au-dessus du liquide.

[^] = pointes méristématiques. + = mort.

Les chiffres indices indiquent la longueur maxima d'une ou plusieurs racines.

TABLEAU V

Expériences V et IV (faites dans l'obscurité).

Nombre de jours d'expé- rience	Témoins dans saccharose seul	Saccharose + hétéroauxine 2 mgr. % pendant 24 heures au 1 ^{er} JOUR de l'expérience puis saccharose seul	Saccharose seul pendant :		
			6 premiers jours d'expérience, puis sacch. + hétéroauxine 2 mgr. % pen- dant 24 heures, puis saccharose seul.	18 premiers jours d'expér., puis sacch. + hétéroauxine 2 mgr. % pen- dant 24 heures puis saccharose seul.	22 premiers jours d'expér., puis sacch. + hétéroauxine 2 mgr. % pen- dant 24 heures puis saccharose seul.
14	7,4(20)	10,8(30)	3,5(6) (très altérés)	6,2(25)	
22	8,6(80)	10,8(100)	5,4(7)	7(25)	8,6(90)
26	* 9(90) photo n° 22.	* 11,3(100) photo n° 23.	+	* 9(30) photo n° 24.	8,8(90)
30	9,7(120) <i>erreurs probables</i> 1. individuelle : 3,57 2. moyenne : 1,52.	11,3(150) <i>erreurs probables</i> 1. individuelle : 2,99. 2. moyenne : 1,27		9(30) <i>erreurs probables</i> 1. individuelle : 1, 42. 2. moyenne : 0,59	10(100) <i>erreurs probables</i> 1. individuelle : 0,8. 2. moyenne : 0,34.
Observations.				toutes les anciennes racines sont altérées	

4^{me} EXPÉRIENCE.

Cette expérience est faite à la *lumière ordinaire du laboratoire* et à la température moyenne de 20° ; les liquides sont changés deux fois par jour. Nous avons utilisé 12 fragments d'hypocotyles et 12 fragments d'épicotyles provenant de 12 plantes comparables par leur vigueur et leur taille.

Les six premiers couples d'hypocotyles et d'épicotyles sont placés dans du saccharose à 1,5 gr %.

Les six derniers couples sont mis dans du saccharose à 1,5 % additionné de 1 mgr. % d'hétéroauxine pendant 12 jours, puis dans une solution de saccharose seul.

Les résultats sont exprimés au *tableau IV*.

Dans le saccharose, le nombre de racines des témoins ne s'est pas accru au-delà d'un certain maximum (atteint après 20 jours environ, 8-10). Ce maximum est inférieur à celui des hypocotyles inanitiés. Mais la longueur des racines après 42 jours est considérable (250 mm. en moyenne) (Photos 18, 20, 20bis).

Après 30 jours, tous les fragments traités à l'hétéroauxine sont morts, tandis que ceux qui n'ont pas été traités sont encore très bien portants après 42 jours.

Dans l'hétéroauxine, à la concentration toxique de 1 mgr. % de solution sucrée, le nombre de racines augmente considérablement par rapport aux témoins. La plupart des racines qui s'allongent se trouvent au-dessus du liquide (Photos 19, 21). Cependant, les 18 racines apparues sur les hypocotyles de plantes âgées ne sont pas plus nombreuses que celles qui se forment en présence de saccharose seul, sur les hypocotyles inanitiés des plantules de la 1^{re} expérience ; mais les 30 racines manifestées par les épicotyles nous mettent en présence d'une nette augmentation dont la signification ne peut apparaître que dans le cadre de la non efficacité de l'hétéroauxine appliquées sur les hypocotyles des mêmes plantes.

L'examen du détail individuel des résultats montre que ceux-ci sont beaucoup moins homogènes que dans nos essais précédents. Si on considère le nombre de racines apparues sur chaque paire de fragments, en d'autres termes, sur chaque plante et en totalisant les racines du fragment d'hypocotyle et du fragment d'épicotyle, d'une même plante, on a après 22 jours : saccharose seul : 16, 14, 18, 24, 26, 12 ; saccharose-hétéroauxine : 23, 33, 28, 65, 65, 80.

Ces différences font apparaître que cette substance appliquée en quantités égales, ne peut intervenir qu'en fonction de variations individuelles de plantes adultes. Si l'hétéroauxine était le seul facteur, nous devrions avoir ici approximativement le même nombre de racines du fait que nous traitons des fragments de même longueur et provenant de plantes ayant le même âge et la même vigueur.

Les variations ont été acquises, à la suite du déroulement individuel de la croissance, de la photosynthèse, etc... Elles correspondent à un enrichissement inégal de substances qui cependant n'affectent pas la taille et la vigueur des plantes.

Comme dans les expériences précédentes, l'explication que donnent de nombreux

EXPÉRIENCE IV. (Voir Tableau IV).

Néoformation de racines sur hypocotyles et épicotyles découpés dans des plantes adultes de *Impatiens Balsamina* (4-6 paires de feuilles) et maintenus à la lumière.



Photo 18.
Epicotyles de plantes adultes.
Saccharose purissime à 1.5 gr.% continuellement.
(Après 22 jours, moyenne 8(25) racines).

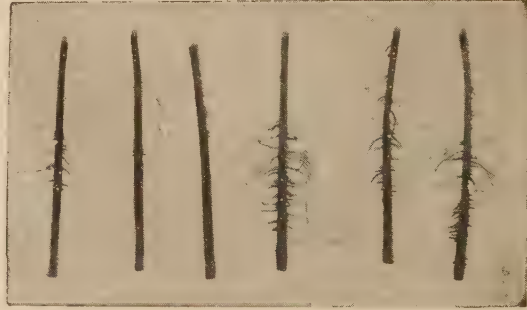


Photo 19.
Epicotyles de plantes adultes.
Saccharose à 1.5 gr.% + Hétéroauxine, 1 mgr.%
de la solut. de saccharose, pendant 12 jours,
puis saccharose.
(Après 22 jours, moyenne 30(20) racines).



Photo 20.
Hypocotyles de plantes adultes.
Saccharose purissime à 1.5 gr.% continuellement.
(Après 22 jours, moyenne 10(25) racines).

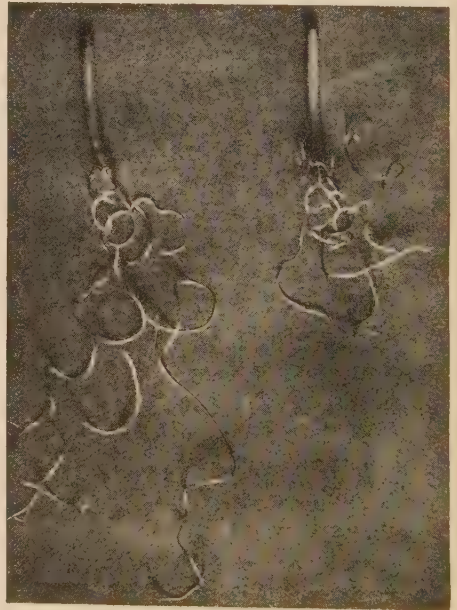


Photo 20bis.
Hypocotyles de plantes adultes.
Saccharose purissime à 1.5 gr.% continuellement.
(Après 42 jours, moyenne 10(250).

auteurs à savoir que l'hétéroauxine est directement responsable de la néoformation raculaire n'est pas satisfaisante. Nous pensons que cette substance ne manifeste d'action que pour autant que les fragments de plantes contiennent un autre facteur obtenu dans les tissus par les actions normales du métabolisme (racines plongeant dans un terreau, feuilles exposées à la lumière). C'est ce facteur indispensable que l'hétéroauxine et de nombreux autres réactifs permettent d'activer ; facteur que nous avons appelé rhizocaline déjà en 1933.



Photo 21.

Hypocotyles de plantes adultes.
Saccharose à 1,5 gr.% + Hétéroauxine. 1 mgr.%
pendant 12 jours, puis saccharose.
(Après 22 jours, moyenne 18(40) racines).

5^{me} EXPÉRIENCE.

Cette expérience concerne uniquement des fragments d'hypocotyles provenant comme précédemment de plantes cultivées en serre. Mais le matériel est placé dès le premier jour de l'expérience à l'obscurité complète : un premier lot (nombreux) dans une solution de saccharose à 1,5 % (témoins) ; un deuxième lot de 6 dans une solution de saccharose à 1,5 % et d'hétéroauxine à 2 mgr. % pendant 24 heures, puis transporté dans la solution sucrée seule à 1,5% (voir tableau V et Photo n° 23).

On voit ici très clairement que les racines formées sur les hypocotyles témoins dans le sucre et à l'obscurité sont en petit nombre (9 en moyenne) à la fin de l'expérience. Cette moyenne est homogène dès le début (par exemple, après 14 jours : 6₆, 8₁₅, 4₂₅, 7₁₀, 6₁₂, 9₁₅, 8₈, 7₅, 8₁₅, 5₅, 8₁₅, ...).

Après 26 jours, le nombre de racines atteint un palier assez bas, comparable à celui de l'expérience précédente tandis que leur longueur devient considérable (90 mm.) (Voi Photo 22) et continue à augmenter régulièrement (120 mm. après 30 jours).

Les racines formées à l'obscurité sur les plantes traitées à l'Hétéroauxine (24 heures), puis replacées dans la solution sucrée, sont légèrement plus nombreuses que sur les témoins. Après 26 jours elles atteignent un palier (11,3) ; (Voi Photo 23). Leur longueur progresse néanmoins et atteint 150 mm. après 30 jours.

EXPÉRIENCES V ET VI.

Néoformation de racines sur hypocotyles de plantes adultes (4-6 paires de feuilles) de *Impatiens Balsamina* et maintenus à l'obscurité.



Photo 22.

Hypocotyles des plantes adultes.
Témoins dans saccharose purissime à 1.5 gr.%,
continuellement.
(Après 26 jours, moyenne 9(90) racines).

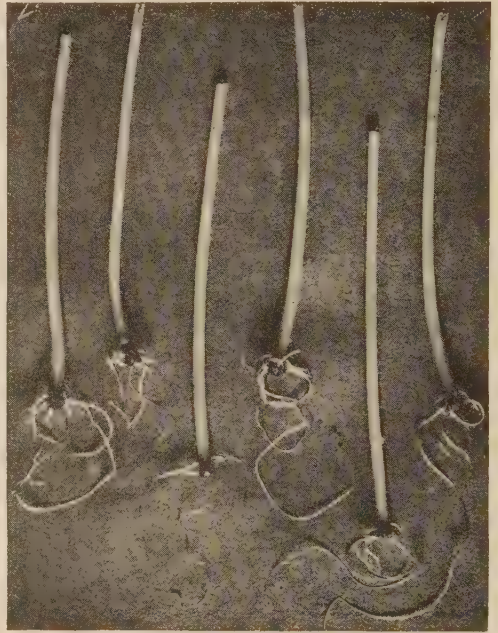


Photo 23.

Hypocotyles de plantes adultes.
Saccharose à 1.5 gr% + Hétéroauxine à 2 mgr.%
de la solution de saccharose pendant les pre-
mières 24 heures, puis saccharose seul.
(Après 26 jours, moyenne 11.3(100) racines).

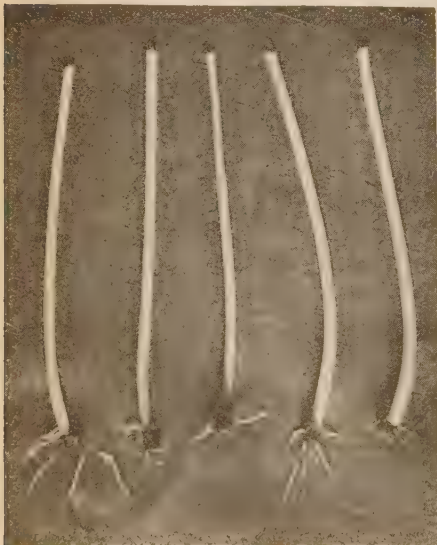


Photo 24.

Hypocotyles de plantes adultes.
Séjour à l'obscurité, dans solution de saccharose
à 1.5 gr.% pendant 14 jours; puis saccharose
à 1.5 gr.% + Hétéroauxine 2 mgr.% de la sol.
de saccharose, pendant 24 heures; enfin saccha-
rose seul. (Après 26 jours, moyenne 9(30) ra-
cines).

Il nous paraît utile de faire remarquer que le nombre maximum de racines sur hypocotyles témoins dans le sucre, venant de plantes adultes, est le même soit que le matériel ait été mis en expérience à la lumière ou à l'obscurité. De plus, il est nettement inférieur à celui des hypocotyles inanitiés des premières expériences (9 contre 17 à 19); mais la longueur des racines est devenue énorme dans les fragments d'hypocotyles de plantes adultes. (Photos n° 20bis et 22).

D'autre part, les hypocotyles traités à l'obscurité par l'hétéroauxine à 2 mgr. % pendant 24 heures, ne semblent pas subir une action toxique appréciable.

6^{me} EXPÉRIENCE.

Cette expérience complète la 5^{me}. Les hypocotyles sont pris à des plantes adultes, élevées en serre sur du terreau, à la lumière. Mais avant de subir l'action de l'hétéroauxine les lots d'hypocotyles ont été tenus à l'obscurité dans la solution de saccharose respectivement pendant 6, 14, 22 jours.

Les hypocotyles viennent donc de la solution de saccharose témoin où ils ont déjà fourni quelques racines. Ils sont traités pendant 24 heures par l'hétéroauxine en solution sucrée puis ils sont replongés dans le sucre seul (*voir tableau V*).

Sur le lot de 6 jours, l'hétéroauxine 2 mgr. % se montre très toxique : pas de racine supplémentaire, mort après huit jours. Ce résultat ne laisse pas de nous étonner puisque la même solution appliquée au départ n'a pas la même influence.

Sur le lot de 14 jours, la toxicité est moins marquée bien que très nette. On obtient quelques racines comme sur les témoins. Mais la croissance des racines qui ont séjourné dans la solution d'hétéroauxine est arrêtée (Photo 24).

Sur le lot de 22 jours, la toxicité se fait moins sentir encore : 10 racines qui atteignent à peu près la même longueur (100 m.) que les témoins (120 m.).

Ainsi donc, l'hétéroauxine appliquée pendant 24 heures à différents moments de la vie de l'hypocotyle non inanitié et entretenu dans une solution de saccharose, ne produit pas de néoformation radiculaire supplémentaire caractérisée. D'après les moments d'application elle se montre toxique ou bien elle l'est beaucoup moins.

Elle est inhibitrice de l'allongement des racines lorsqu'elle est appliquée sur des racines déjà longues, mais non quand elle est mise en contact avec les tissus avant l'apparition des pointes radiculaires. C'est donc bien le contact direct avec l'hétéroauxine qui provoque chez les tissus à la phase méristématique l'inhibition que l'on a déjà signalée (CHOLODNY 1924, SNOW, LE FANU 1935-1936, BOUILLENNE 1937).

Il semble que les états successifs dans lesquels se trouve l'hypocotyle tout entier pendant son séjour dans une solution sucrée joue un rôle sur le comportement de celui-ci vis-à-vis de l'hétéroauxine : appliquée au moment où il vient d'être séparé de la plante, l'hétéroauxine accélère l'allongement des racines adventives sans en augmenter considérablement le nombre par rapport au témoin, tandis que appliquée après un délai variable (6, 14 et 22 jours) pendant lequel le matériel séjourne dans une solution de saccharose, à l'obscurité, elle n'a pas d'action sur le nombre.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

Les expériences brièvement décrites ici confirment pleinement le point de vue que nous avons formulé à maintes reprises : « *L'hétéroauxine n'est pas le facteur spécifique de la néoformation des racines* », elle est comme beaucoup d'autres substances un réactif non spécifique qui provoque ou active les mitoses cellulaires par un mécanisme non encore élucidé.

Lorsque l'hétéroauxine est mise au contact des hypocotyles de plantules de *Impatiens Balsamina* traités dans des conditions très minutieusement établies, elle est incapable d'augmenter le nombre de racines par rapport à des témoins qui sont entretenus pendant toute la durée des essais par des solutions de saccharose à 1,5 %, des mélanges à diverses concentrations (3, 1, 5, 1 mgr. %) d'acides aminés purissimes (glycine et alanine), et de vitamine B₁ (aneurine Merck cristallisée) à 0,02 mgr. %.

Les résultats restent négatifs, quelles que soient les concentrations de l'hétéroauxine (concentrations toxiques 3, 1,5 et 1 mgr. % ou non toxiques 0,25 mgr. % de solution de saccharose à 1,5 %). Dans ce dernier cas, on obtient un maximum de racines analogue à celui que font apparaître les solutions de type purement nutritif, saccharose-acides aminés, en présence de vitamine B₁, facteur de nutrition.

Lorsque les hypocotyles sont découpés dans des plantes adultes, normalement cultivées sur terreau, à la lumière et pourvues de feuilles l'hétéroauxine appliquée à la concentration de 1 mgr. %, fait apparaître un nombre supplémentaire de racines sur les hypocotyles comme sur les épicotyles maintenus à la lumière. Sa toxicité se manifeste par une mort rapide des tissus traités. Contrairement à ce qui se passe pour les plantules, où le nombre des racines est extrêmement homogène d'un individu à l'autre et où les résultats nous donnent des moyennes dont les erreurs probables soit moyennes soit individuelles sont remarquablement satisfaisantes (Voir les divers protocoles d'expériences), les expériences sur hypocotyles de plantes adultes montrent des variations individuelles inacceptables, pouvant aller dans le même essai de 20 à 80 racines. Ce dernier fait est important. Il démontre qu'une même dose d'hétéroauxine n'a pas une action constante. Un facteur individuel lié aux phénomènes généraux du développement, de la photosynthèse, du métabolisme intervient.

Nous avons précédemment montré (1933) qu'il existe un facteur particulier de la formation des racines ; qu'il est indépendant du rôle nutritif des glucides au-dessus d'un certain seuil minimum.

Dans le présent travail, nous avons continué l'étude de l'action des éléments nutritifs.

Les amino-acides, en présence de saccharose, prolongent la vie des hypocotyles ; ils produisent un très petit nombre de racines en plus que les témoins maintenus dans du sucre sans permettre aux racines formées de croître fortement en longueur. Les acides aminés sont des fournisseurs des matières azotées indispensables, et la vitamine B₁ se comporte comme une hormone d'augmentation de la masse proto-

PROTOCOLE N° III (Expérience III).

duquel le Tableau III a été extrait.

Le signe * se rapporte aux hypocotyles photographiés.

Le signe + indique le moment où les hypocotyles meurent.

Nombre de jours d'expérience	10	12	14	17	20	23	27	30	38
Saccharose seul 1,5 gr. %	11 ₃ 10 ₁₂ 10 ₂₀	14 ₃ 13 ₁₂ 11 ₂₀	17 ₃ 15 ₁₂ 12 ₂₀	17 ₃ 16 ₂₀ 16 ₂₅	18 ₄ * 17 ₂₀ * 18 ₂₅ *	18 ₄ 17 ₂₀ 20 ₂₅	mourants	+	
PHOTO N° 15	10 ₆ 10 ₁₂	11 ₆ 11 ₂₀	11 ₆ 12 ₂₅	11 ₁₀ 15 ₂₅	11 ₁₀ * 15 ₂₅ *	14 ₁₀ 16 ₂₅		+	
Total	51	60	67	73	79	85	16 ₂₅	16 ₂₅	
Moyenne sur 5 hypocotyles	10 ₁₂	12	13,4	14,6	16 ₂₅	17 ₂₅			
Saccharose seul pendant 9 jours. puis Saccharose +	12 ₆ 12 ₆ 13 ₁₂	13 ₁₀ 13 ₆ 16 ₁₂	15 ₁₀ 15 ₆ 18 ₁₅	16 ₁₀ 16 ₆ 19 ₁₅	18 ₁₅ * 19 ₁₀ * 22 ₁₂ *	22 ₁₅ blessé 22 ₁₅	22 ₁₅ +	24 ₁₅ +	28 ₁₅ +
Ac. aminés 1 mgr %	14 ₁₂ 12 ₁₀	16 ₁₂ 15 ₁₀	18 ₁₅ 18 ₁₅	18 ₁₅ 18 ₁₅	22 ₁₅ * 18 ₁₅ *	22 ₁₂ 21 ₁₅	25 ₁₂ 22 ₁₅	26 ₁₂ 22 ₁₅	+
PHOTO N° 16									22 ₁₅
Total	63	73	84	87	99	87	91	94	
Moyenne sur sur 5 hypocotyles	12,4 ₁₂	14,6	16,8	17,4	20 ₁₅	21,7 ₁₅	22,7	23,5 ₁₅	
Saccharose seul pen- dant 9 jours, puis Saccharose +	11 ₁₂ 15 ₁₂ 14 ₁₂	14 ₁₂ 16 ₁₂ 14 ₁₂	14 ₁₂ 18 ₂₀ 15 ₂₀	17 ₁₂ 21 ₂₀ 16 ₁₂	18 ₁₀ * 22 ₂₀ * 19 ₁₂ *	mourants	+		
Hétéroauxine 1 mgr. %	13 ₁₂ 11 ₁₀	13 ₁₅ 11 ₁₀	14 ₂₀ 12 ₁₀	15 ₂₀ 16 ₁₂	21 ₂₅ * 19 ₁₅ *		+		
PHOTO N° 17									
Total	64	68	73	85	99		+		
Moyenne sur 5 hypocotyles	12,8 ₁₂	13,6	14,6	17	20 ₂₅				
Saccharose seul pen- dant 9 jours, puis Saccharose Ac. aminés 1 mgr % +	8 ₁₀ 7 ₁₂ 9 ₆		9 ₂₀ 8 ₂₅ 10 ₈		9 ₂₀ 10 ₂₅ 12 ₈		14 ₂₀ 14 ₁₅ 19 ₂₀		20 ₂₀ 20 ₂₀ 26 ₂₀
Vitam. B ₁ 0,02 mgr. %	8 ₁₂		11 ₂₀		11 ₂₅		20 ₂₀		25 ₂₀
Total	32		38		42		67		91
Moyenne sur 4 hypocotyles	8 ₁₂		9		10,5 ₂₅		16,7		23 ₂₀

plasmique et de l'allongement des racines, ainsi que BONNER l'avait déjà montré sur des cultures *in vitro* des racines.

Lorsqu'on élimine l'action de toxicité (une solution de 0,25 mgr. % ou bien 1 mgr. % pendant seulement 24 heures), l'hétéroauxine en solution sucrée n'a pas une action différente de celle des solutions sucrées d'acides aminés sur la néoformation. (Exp. I et II).

En dose toxique sur les hypocotyles de plantes adultes de *Impatiens Balsamina*, l'hétéroauxine ne fait pas apparaître de nombreuses racines. Cependant sur les épicotyles des mêmes plantes, elle se montre très active. Dans ce dernier cas, elle se comporte comme dans les expériences sur les boutures de certaines espèces où l'on constate qu'elle a une action radicigène très nette tandis que dans d'autres espèces elle reste inefficace.

Cette variation dans l'activité formatrice de racines, montre bien que l'hétéroauxine et les auxines en général ne peuvent pas être considérées comme le facteur spécial responsable de la différenciation des cellules vers la constitution des structures des racines. Nous pensons qu'elles sont efficaces seulement lorsqu'existe dans les tissus des boutures le facteur spécial d'organisation appelé rhizocaline par BOUILLENNE et WENT en 1933. De plus, ce facteur disparaît dans les hypocotyles après plusieurs jours et l'hétéroauxine devient inactive.

Son action à fortes concentrations doit être considérée à notre avis comme celle de substances pharmacologiques Elle produirait peut-être une activation des métabolismes des tissus.

Des travaux sont entrepris afin de rechercher la nature de l'organisateur Rhizocaline.

*Université de Liège. Institut de Botanique,
Laboratoire de Physiologie végétale.*

CULTURES DE MÉRISTÈMES RADICULAIRES IN VITRO.

LES VARIATIONS INDIVIDUELLES ET LEUR SIGNIFICATION PHYSIOLOGIQUE

NOTE PRÉLIMINAIRE

PAR L. DELARGE

Licencié en Sciences Botaniques.

Depuis deux ans, d'après les suggestions du Professeur R. BOUILLENNE, nous avons entrepris l'étude des phénomènes d'organogénèse sur des racines isolées de diverses plantes et cultivées *in vitro*.

Au cours de nos recherches, notre attention a été particulièrement attirée par la grande variabilité de comportement individuel des méristèmes en culture. Portant tout aussi bien sur la croissance des racines isolées que sur la ramification de celles-ci, cette variabilité dépasse de loin les écarts qu'acceptent généralement les biologistes. C'est pourquoi l'on comprendra aisément que, dans des conditions si décevantes, il n'est pas permis de tirer, des expériences entreprises, des conclusions suffisamment étayées. Il fallait donc, avant d'effectuer toute autre recherche, reprendre le problème à la base. La question à élucider de prime-abord était celle-ci : quels sont les facteurs responsables d'une telle hétérogénéité dans la culture des méristèmes radiculaires ?

Divers auteurs ont déjà signalé les faits dont nous venons de parler (ROBBINS W. J. 1922 et 1922 ; ROBBINS W. J. et MANEVAL 1923 et 1924 ; MALYSHEV 1932 ; WHITE P. R. 1932 ; GAUTHERET, R. 1935 ; ROBBINS W. J. et WHITE V. B. 1936 et 1937 ; GEIGER-HUBER, M. et BURLET, E. 1936). Parmi eux ROBBINS W. J. et WHITE V. B. se sont plus particulièrement attachés à ce problème. Ils ont remarqué que la croissance, en solution minérale glucosée, des pointes radiculaires de *ZEA MAYS* n'est pas illimitée et présente de très grandes variations individuelles. Ces auteurs attribuent ces variations à des conditions précaires de développement résultant de la déficience des milieux de culture en facteurs nutritifs ; en

effet, selon eux, l'addition aux milieux de divers extraits et substances (agar, extraits d'agar, papier filtre, extraits aqueux de papier filtre, empois d'amidon, extraits de levure, extraits de plantules de Maïs, acide pantothénique, etc...) favorise la croissance des méristèmes isolés. Semblables résultats ont été obtenus également par WHITE P. R., TSUNG-LÈ LOO et SHIH-WEI LOO, FIEDLER H., GAUTHERET R., BONNER J. et ADDICOT FR. par addition aux substrats minéraux glucosés, d'extraits de levure, d'extraits de feuilles, d'acides-amino seuls, d'acides-amino et de vitamine B₁, d'hétéroauxine à très fortes dilutions etc...

Cependant, les travaux de ROBBINS W. J. et WHITE V. B. n'envisagent que le rendement global, sans tenir compte des variations individuelles ; ces chercheurs se sont surtout appliqués à découvrir les facteurs nécessaires à la croissance plus ou moins prolongée des méristèmes isolés. Orientant leurs recherches dans le même sens, WHITE P. R., TSUNG-LÈ LOO et SHIH-WEI LOO, FIEDLER H., GAUTHERET R., BONNER et ADDICOT ont réalisé des rendements vraiment remarquables, mais ils ne semblent pas tenir compte des différences individuelles présentées par les méristèmes au cours d'une même culture ; les résultats sont établis sur des moyennes.

GEIGER-HUBER M. et BURLET E. les premiers, dans une étude de l'influence de l'hétéroauxine sur la croissance de méristèmes isolés, n'utilisaient exclusivement que des racines dont le comportement s'était manifesté comparable au cours des premiers jours de culture. Ils ont fait, au préalable, une sélection de leur matériel de culture.

Les auteurs n'ont donc pas étudié dans le détail le problème crucial des variations individuelles.

Quant à nous, avant d'aller plus avant dans nos travaux, il nous a paru nécessaire d'élucider la question, et de voir s'il faut réellement attribuer à une déficience de caractère nutritif et externe, des résultats si peu concordants dans une même expérience.

La présente note, de caractère préliminaire, a pour but de donner un rapide aperçu des premiers résultats que nous avons obtenus. Nous publierons ultérieurement dans le détail, l'ensemble de nos recherches sur la croissance et la ramification de méristèmes radiculaires isolés en cultures aseptiques.

* * *

Il sera question ici d'expériences réalisées sur *Zea Mays*, var. *Cinquantino*, variété du commerce. Les graines utilisées proviennent de la Maison Belot, à Liège. Nous les avons triées une à une afin de n'en garder que les plus comparables tant au point de vue de la grosseur que de l'aspect ; nous avons sélectionné celles qui provenaient du milieu de l'épi.

Les graines sont tout d'abord désinfectées, pendant cinq heures, à l'eau de Javel étendue (1 % de teneur en Cl actif), puis rincées aseptiquement et placées en boîtes de Pétri ; celles-ci contiennent 3 épaisseurs de papier Joseph (n° 120 de DURIEUX)

et quelques cc. d'eau distillée stérile. La germination s'effectue à l'obscurité et à 26°5 C de température.

Après 3 ou 6 jours de germination selon les cas, on ampute aseptiquement le *méristème des racines principales*. Ces pointes radiculaires ne mesuraient au plus que 2 mm. de longueur, afin de ne prélever, au départ, que des fragments constitués exclusivement de la portion méristématique et de la coiffe.

Chaque méristème ainsi isolé est mis individuellement dans un flacon d'ERLENMEYER de 250 cc., contenant 100 cc. de solution minérale glucosée. La formule de milieu que nous avons adoptée est, à peu de chose près, celle que WHITE P. R. établit en 1934 pour la culture des méristèmes radiculaires de *Solanum Lycopersicum* (1).

Les cultures ont été réalisées dans une cave maintenue à la température constante de 26° 5 C à l'aide d'un thermorégulateur, et ventilée continuellement. Les flacons d'ERLENMEYER étaient placés à 0.50 m. de distance de lampes Philips Arlita de 110 V-60 W, éclairées jour et nuit. La durée de chaque expérience a été de 27 jours.

La mesure de la longueur des racines et la numération des radicules formées ont été faites de deux en deux jours. Dans la présente note il ne sera envisagé que le résultat final de chaque culture.

Nous n'avons pas suivi la méthode des auteurs qui consiste à confondre les radicules des divers ordres ; nous avons toujours tenu compte, séparément, du nombre de radicules de 1^{er}, 2^e, 3^e etc... ordre.

Dans un but de simplification d'énoncé, les radicules de 1^{er} ordre seront représentées par r_1 , celles de 2^e ordre par r_2 ; on aura aussi des r_3 , r_4 , et r_5 .

* * *

Nous allons tout d'abord étudier les résultats présentés par des méristèmes qui ont été prélevés sur des plantules après trois jours de germination. Ensuite nous nous arrêterons aux résultats de culture de méristème isolés après six jours de germination.

I

CULTURES DE MÉRISTÈMES DE ZEA MAYS PRÉLEVÉS SUR LES PLANTULES AU 3^e JOUR DE GERMINATION.

56 méristèmes de 2 mm. au plus, ont été amputés aux racines principales de plantules en germination depuis 3 jours.

Après 27 jours de culture dans les conditions énumérées ci-dessus, on voit, d'une manière générale que :

(1) Voici la composition de notre milieu :

Ca (NO₃)₂ : 0.141 gr. ; MgSO₄. 7 H₂O : 0.073 gr ; KNO₃, 0. 080 gr ; KCl 0.064 gr ; KH₂PO₄ 0.012 gr ; FeSO₄. 7H₂O 0.002 gr ; eau 1000 cc. C'est la formule utilisée par WHITE P. R. en 1934 mais où le Fe₂(SO₄)₃ est remplacé par du FeSO₄.7H₂O.

1^o des racines n'ont pas atteint plus de 2 cm. de longueur finale ; par contre, d'autres mesurent de 3 à 10, voire 12 cm. La racine qui a réalisé la plus forte croissance mesure 19.3 cm ; celle qui s'est le moins allongée n'a que 1.8 cm. de longueur.

2^o des racines sont peu ou pas ramifiées alors que d'autres portent 20, 30, et 40 r_1 .

3^o parfois les r_1 restent courtes (de quelques mm. seulement) et ne se ramifient pas alors que d'autres atteignent 2, 3, voire 5 cm. et se ramifient abondamment (30, 40, 70 r_2 ; 10, 20, 30 r_3 etc...)

Ces résultats sont invraisemblablement hétérogènes et, à première vue, déroutants.

Une étude plus détaillée nous a pourtant fait constater que, généralement, les racines peu ramifiées (c'est-à-dire portant moins de 10 r_1) sont précisément celles dont la longueur finale est comprise entre 1.5 cm. et 5 cm. Par ailleurs, c'est exclusivement parmi les racines qui mesurent plus de 5 cm. que l'on trouvera les racines les plus abondamment ramifiées (portant de 10 à 94 r_1).

TABLEAU I

LONGUEUR ATTEINTE PAR LES RACINES ISOLÉES, APRÈS 27 JOURS DE CULTURE
ET ABONDANCE DE LA RAMIFICATION.

*Méristèmes prélevés sur les plantules, au 3^e jour de germination
(56 méristèmes cultivés).*

Longueur finale des racines isolées		1,5 cm à 2.9 cm	3 cm à 4.9 cm	5 cm à 6.9 cm	7 cm et plus
Nombres de racines en % de l'en- semble		19.7 %	32.1 %	23.2 %	25 %
production de r_1	pourcentage des racines non ramifiées	18.2 %	5.6 %	—	—
	pourcentage des racines portant de 1 à 9 r_1	63.6 %	61.1 %	7.7 %	7.15 %
	pourcentage des racines portant de 10 à 15 r_1	18.2 %	22.2 %	30.8 %	7.15 %
	pourcentage des racines portant de 16 à 19 r_1	—	11.1 %	7.7 %	—
	pourcentage des racines portant 20 r_1 et plus	—	—	53.8 %	85.7 %
ramification des r_1	pourcentage des racines portant des r_1 sans r_2	36.3 %	16.6 %	23.1 %	28.6 %
	pourcentage des racines portant des r_1 et r_2 sans r_3	27.3 %	66.7 %	15.4 %	42.8 %
	pourcentage des racines portant des r_1 , r_2 et r_3 .	18.2 %	11.1 %	61.5 %	28.6 %

Ceci nous amène donc à conclure qu'il ne semble pas y avoir compensation entre la longueur de la racine isolée et le nombre des radicelles formées.

Partant de ce point de vue, nous allons considérer *séparément* les racines mesurant de 1.5 à 2.9 cm., celles de 3 à 4.9 cm., celles de 5 à 6.9 cm. et enfin celles de plus de 6.9 cm. de longueur finale.

Le Tableau I indique bien, malgré une certaine irrégularité des résultats, que l'abondance de la ramification n'est pas la même suivant que l'on s'adresse à des racines de longueur finale différente. On constate que *plus grande est la longueur finale des racines cultivées et plus forte devient la proportion des racines portant plus de 10 r_1 .*

Il semble qu'on pourrait en conclure que plus les racines isolées se sont allongées et plus elles se sont ramifiées. Mais ceci n'est vrai que pour certaines d'entre elles ; d'autres restent cependant peu ramifiées (Cfr. Tableau I, 4^e colonne : 85.7 % de racines abondamment ramifiées et 14.3 % de racines peu ramifiées).

De plus, chez des racines qui ont la même longueur finale, l'intensité de la ramification peut être fort différente. Ainsi par exemple, de 3 racines mesurant environ 3 cm., l'une n'est pas ramifiée, la seconde porte 6 r_1 et 2 r_2 , la dernière 15 r_1 , 26 r_2 et 7 r_3 .

De même, une racine peut devenir très longue et ne porter que peu de radicelles ; inversement une racine de faible longueur finale pourra porter un nombre déjà important de radicelles (ces cas étant cependant assez peu fréquents).

Si donc, en général, une forte croissance s'accompagne d'une abondante production de radicelles, ces deux phénomènes ne sont pas nécessairement solidaires.

Dans ce qui précède nous venons d'envisager les résultats présentés par l'ensemble des méristèmes cultivés. On se rappelle que ces méristèmes ont été amputés le troisième jour de germination des plantules. Or, lors du prélèvement, toutes les racines n'avaient pas la même longueur. Les méristèmes isolés provenaient donc de racines et de plantules ayant atteint des stades différents ; ils ont été prélevés sur des racines mesurant soit 2, soit 3 ou même 4 cm. de longueur.

Si maintenant nous envisageons séparément les résultats, suivant que les méristèmes proviennent de racines de 2 cm., de 3 cm. et de 4 cm. (cfr. tableau II), nous constatons que :

1^o les méristèmes provenant de racines de 2 cm. environ ont surtout formé des racines mesurant de 3 à 4.9 cm. de longueur finale.

2^o les méristèmes provenant de racines de 3 cm. ont surtout formé des racines mesurant de 5 à 6.9 cm. de longueur finale.

3^o plus des trois quarts des méristèmes provenant de racines de 4 cm. ont formé des racines mesurant plus de 7 cm. de longueur finale,

TABLEAU II.

LONGUEUR ATTEINTE PAR LES RACINES ISOLÉES, APRÈS
27 JOURS DE CULTURE ET ABONDANCE DE LA RAMIFICATION
PAR RAPPORT A LA LONGUEUR DE LA RACINE-MÈRE, AU DÉPART.

Méristèmes prélevés sur les plantules, au 3^e jour de germination (56 méristèmes cultivés). Résultats en fin de culture.

longueur des racines dont ont été prélevés les méristèmes		2 cm	3 cm	4 cm
Nombre de méristèmes cultivés		35	16	5
longueur finale des racines cultivées	pourcentage de racines mesurant de 1.5 cm. à 2.9 cm.	22.9 %	18.75 %	—
	pourcentage de racines mesurant de 3 à 3.9 cm	40 %	25 %	—
	pourcentage de racines mesurant de 5 à 6.9 cm.	17.1 %	37.5 %	20 %
	pourcentage de racines mesurant 7 cm. et plus	20 %	18.75 %	80 %
nombre de r_1	pourcentage de racines non ramifiées	5.7 %	6.25 %	—
	pourcentage de racines portant de 1 à 9 r_1	40 %	37.5 %	—
	pourcentage de racines portant de 10 à 15 r_1	22.9 %	12.5 %	20 %
	pourcentage de racines portant 16 r_1 et plus	31.4 %	43.75 %	80 %

Semblablement, si l'on observe l'intensité de ramification, on remarque que ce sont les méristèmes qui proviennent des racines de 4 cm., qui ont donné le plus grand nombre de racines portant plus de 16 r_1 : (80 % contre 20 % et 18.75 % pour les méristèmes provenant de racines de 2 et 3 cm.).

En d'autres termes, *ce sont les méristèmes provenant des racines les plus longues qui, généralement, se sont le mieux comportés in vitro tant au point de vue de la croissance qu'à celui de la ramification.*

Résumons-nous. A la lumière artificielle continue et à 26. 5°C., la culture in vitro de méristèmes radiculaires de *Zea Mays* L., en solution minérale glucosée, nous montre que ;

1° les méristèmes cultivés manifestent une grande hétérogénéité de comportement tant au point de vue de leur allongement que de la production des radicelles et de l'élongation de ces dernières.

2° c'est sur les racines isolées qui se sont le plus fortement allongées, qu'on trouve généralement le plus grand nombre de radicelles.

3° ce sont les méristèmes provenant des racines les plus longues (sur les plantules) qui ont réalisé les plus fortes croissances et ont donné naissance à des radicelles très nombreuses.

4° il peut se faire que des méristèmes provenant de racines de même longueur et qui, de plus, ont formé *in vitro* des racines de même longueur finale, soient fort diversement ramifiés.

Que nous indiquent ces résultats ?

Pour des délais de germination égaux, les plantules peuvent se trouver à des stades de développement différents. Les méristèmes radiculaires n'ont pas les mêmes potentialités de croissance et de ramification à ces différents stades, même lorsque ces derniers sont fort rapprochés. Les méristèmes provenant des plantules les plus vigoureuses, amputés après 3 jours de germination, se comportent mieux que ceux qui proviennent de plantules dont le développement est plus lent.

Pour vérifier cette conclusion, nous allons cultiver des méristèmes provenant de plantules plus âgées.

II

CULTURE DE MÉRISTÈMES DE ZEA MAYS, PRÉLEVÉS SUR LES PLANTULES AU 6^e JOUR DE GERMINATION.

Au 6^e jour de germination les plantules présentent des stades de développement différents. Entre autres caractéristiques, la longueur de la racine principale varie de 1 à 8 cm.

Nous avons mis en culture pendant 27 jours dans les conditions décrites pour la culture précédente, 83 méristèmes mesurant au plus 2 mm. Ces méristèmes se répartissent comme suit :

20 méristèmes provenant de racines de 1 cm environ

15	»	»	»	»	» 2 cm,	»
6	»	»	»	»	» 3 cm.	»
8	»	»	»	»	» 4 cm.	»
10	»	»	»	»	» 5 cm.	»
9	»	»	»	»	» 6 cm.	»
11	»	»	»	»	» 7 cm.	»
4	»	»	»	»	» 8 cm.	»

Nous envisagerons tout d'abord les résultats dans l'ensemble, sans tenir compte de la longueur de la racine dont les méristèmes proviennent. Ensuite nous nous arrêterons à ce dernier point de vue.

Après 27 jours de culture, les résultats individuels manifestent encore des écarts énormes dans le comportement des pointes méristématiques isolées. Les deux racines dont la longueur finale est la plus élevée mesurent respectivement 11.5 cm. et 16 cm. ; celle qui s'est le moins allongée n'a que 1.3 cm. de longueur finale. La racine la plus ramifiée porte 36 r_1 ; la moins ramifiée, 0 r_1 .

Comme ce fut le cas pour les méristèmes prélevés sur des plantules de 3 jours, nous trouvons ici aussi que *les racines les plus fortement allongées portent, pour la plupart, (83.3 %) plus de 20 r_1 .* (Cfr. Tableau III).

TABLEAU III.

POURCENTAGE DE RAMIFICATION, PAR RAPPORT A LA LONGUEUR
ATTEINTE PAR LES RACINES ISOLÉES, APRÈS 27 JOURS DE CULTURE.

Méristèmes prélevés, sur les plantules, au 6^e jour de germination (83 méristèmes cultivés).

Longueur finale des racines isolées		1,5 cm. à 2,9 cm.	3 cm. à 4,5 cm.	5 cm. à 6,9 cm.	7 cm. et plus
nombre de racines en % de l'ensemble		33.7 %	48.2 %	10.85 %	7.25 %
production de r_1	pourcentage des racines non ramifiées	25 %		11.1 %	—
	pourcentage des racines portant de 1 à 9 r_1	75 %	62.5 %	22.2 %	—
	pourcentage des racines portant de 10 à 15 r_1	—	27.5 %	44.5 %	—
	pourcentage des racines portant de 16 à 19 r_1	—	7.5 %	11.1 %	16.7 %
	pourcentage des racines portant 20 r_1 et plus.	—	2.5 %	11.1 %	83.3 %
ramification des r_1	pourcentage des racines portant des r_1 sans r_2	50 %	45 %	22.2 %	50 %
	pourcentage des racines portant des r_1 et r_2 sans r_3	25 %	42.5 %	55.6 %	16.7 %
	pourcentage des racines portant des r_1 , r_2 et r_3	—	12.5 %	11.1 %	33.3 %

De même, *pour des longueurs finales équivalentes, les racines peuvent être fort diversement ramifiées*. Par exemple de 4 racines mesurant 5 cm. environ, l'une n'est pas ramifiée, la seconde porte seulement 6 r_1 , la troisième 9 r_1 et 17 r_2 , la dernière 13 r_1 , 14 r_2 , et 3 r_3 .

Rares sont les racines qui portent des radicelles de 3^e ordre (9.6 % de l'ensemble). Il n'a jamais été observé de radicelles de 4^e ordre.

Si l'on envisage les résultats en tenant compte de la longueur des racines primitives, on trouve des différences assez nettes entre le comportement des méristèmes provenant de racines courtes et de racines plus longues. (voir Tableau IV).

TABLEAU IV.

LONGUEUR DES RACINES IN VITRO ET ABONDANCE DES RAMIFICATIONS PAR RAPPORT A LA LONGUEUR DE LA RACINE-MÈRE AU DÉPART.

Méristèmes prélevés sur les plantules, au 6^e jour de germination (83 méristèmes cultivés).

Longueur de la racine dont ont été prélevés les méristèmes		1 cm	2 cm	3 cm	4 cm	5 cm	6 cm	7 cm	8 cm
Nombre de méristèmes cultivés		20	15	6	8	10	9	11	4
longueur finale des racines	pourcentage de racines mes. de 1.3 à 2.9 cm.	25 %	33.3 %	50 %	37.5 %	50 %	22.2 %	36.35 %	25 %
	pourcentage de racines mes. de 3 à 4.9 cm.	55 %	40 %	33.3 %	50 %	30 %	77.8 %	45.45 %	50 %
	pourcentage de racines mes. de 5 à 6.9 cm.	15 %	6.7 %	16.7 %	—	20 %	—	18.2 %	—
	pourcentage de racines mesurant 7 cm, et plus	5 %	20 %	—	12.5 %	—	—	—	25 %
ramification des racines	pourcentage de racines non ramifiées	—	6.7 %	16.7 %	25 %	30 %	—	9.1 %	—
	pourcentage de racines portant de 1 à 9 r_1	60 %	60 %	66.6 %	50 %	50 %	66.7 %	45.45 %	75 %
	pourcentage de racines portant de 10 à 15 r_1	25 %	13.3 %	—	—	—	33.3 %	45.45 %	—
	pourcentage de racines portant de 16 à 19 r_1	10 %	—	16.7 %	12.5 %	10 %	—	—	—
	pourcentage de racines portant 20 r_1 et plus	5 %	20 %	—	12.5 %	10 %	—	—	25 %

TABLEAU V.

RÉSULTATS COMPARATIFS EN FIN DE CULTURE, DU COMPORTEMENT DES MÉRISTÈMES PROVENANT DE PLANTULES DE 3 JOURS ET DE PLANTULES DE 6 JOURS.

	Méristèmes provenant de plantules de 3 jours	Méristèmes provenant de plantules de 6 jours
longueur de la racine la plus courte	1.8 cm.	1.3 cm.
longueur de la racine la plus longue	19.3 cm.	16 cm.
nombre le moins élevé de de r_1	0 r_1	0 r_1
nombres les plus élevés de r_1, r_2, r_3 etc...	94 r_1 ; 75 r_2 ; 31 r_3 ; 104 r_4 ; 1 r_5	36 r_1 ; 30 r_2 ; 4 r_3 ; 0 r_4 .
longueur des racines	pourcentage de racines mesurant de 1.3 à 2.9 cm	19.7 %
	pourcentage de racines mesurant de 3 à 4.9 cm.	33.7 %
	pourcentage de racines mesurant de 5 cm à 6.9	32.1 %
	pourcentage de racines mesurant 7 cm et plus	23.2 %
		10.85 %
nombre de r_1	pourcentage de racines non ramifiées	25 %
	pourcentage de racines portant de 1 r_1 à 9 r_1	7.25 %
	pourcentage de racines portant de 10 à 15 r_1	5.4 %
	pourcentage de racines portant 16 r_1 et plus.	9.6 %
		57.8 %
ramifications des r_1	pourcentage de racines portant que des r_1	19.6 %
	pourcentage de racines portant r_1 et r_2 sans r_3	18.1 %
	pourcentage des racines portant des r_1, r_2 et r_3	14.5 %
		28.6 %
		9.6 %

Les méristèmes amputés à des racines de 3 cm., 4 cm., 5 cm., 6 cm., et 7 cm. produisent en général moins de racines fortement allongées que ceux qui proviennent de racines de 1 et 2 cm. Par ailleurs, les racines isolées les plus ramifiées ont été formées surtout par des méristèmes provenant de racines de 4 et de 8 cm.

Cependant, vu l'irrégularité des résultats obtenus, il est difficile de prendre position.

III

COMPARAISON DU COMPORTEMENT IN VITRO DES MÉRISTÈMES PROVENANT DE PLANTULES DE 3 JOURS AVEC CELUI DES MÉRISTÈMES PROVENANT DE PLANTULES DE 6 JOURS.

D'une manière générale on retrouve les mêmes caractéristiques de comportement des méristèmes cultivés, que ceux-ci proviennent de plantules de 3 jours ou de 6 jours.

Dans les deux cas la majorité des racines isolées mesurant de 1.5 cm. à 2.9 cm. porte moins de 10 r_1 . Il en est de même pour les racines de 3 cm. à 4.9 cm. de longueur finale avec la différence qu'ici on peut trouver une certaine proportion (10 % et 11 %) de racines portant plus de 16 r_1 , racines inexistantes dans le groupe précédent (1.5 cm à 2.9 cm. de longueur finale).

Parmi les racines mesurant de 5 cm. à 6.9 cm. on trouve à peu près tous les degrés de ramification, de moins de 10 r_1 à plus de 20 r_1 .

Enfin les racines mesurant 7 cm. et plus, sont le plus souvent très ramifiées (85.7 % et 83. 3 % portent plus de 20 r_1)

Donc, que l'on s'adresse à des méristèmes provenant de plantules de 3 jours ou de 6 jours, *une croissance importante est généralement associée à une intense ramification des racines isolées.*

Cependant, considérés attentivement, les résultats montrent des différences nettes suivant que les méristèmes proviennent de plantules d'âge différent.

C'est ce que l'on peut voir très clairement dans le Tableau V, qui donne le résultat global des deux séries de culture.

Alors que la majorité (81,9 %) des racines isolées provenant de plantules de 6 jours ne mesure pas plus de 5 cm. de longueur finale, la proportion est de 51,8 % pour les racines provenant de plantules de 3 jours. C'est donc parmi les méristèmes prélevés sur des plantules de 3 jours, qu'il y a les plus forts pourcentages de racines mesurant plus de 5 cm.

On retrouve la même supériorité des méristèmes provenant de plantules de 3 jours en ce qui concerne la ramification des racines isolées ainsi que la ramification des radicelles.

En résumé, les méristèmes prélevés sur des plantules de 3 jours donnent des rendements beaucoup supérieurs à ceux des méristèmes prélevés sur des plantules de 6 jours.

Mais nous pouvons pousser beaucoup plus loin l'étude comparative de nos deux séries d'expériences.

Voyons le comportement des méristèmes provenant de racines de 2, 3, et 4 cm. après trois jours de germination par rapport à celui des méristèmes provenant de racines ayant 2, 3 et 4 cm. après 6 jours de germination. Nous comparerons ainsi des méristèmes prélevés sur des plantules de mêmes stades mais dont les unes ont atteint ces stades en trois jours seulement.

TABLEAU VI.

RÉSULTATS COMPARATIFS DE LA CULTURE DE MÉRISTÈMES PROVENANT DE PLANTULES DE MEME STADE, MAIS AU 3^e ET AU 6^e JOUR DE GERMINATION.

Longueur des racines dont on a prélevé les méristèmes		2 cm.		3 cm.		4 cm.	
jour du prélèvement des méristèmes		3 ^{me} j.	6 ^{em} j.	3 ^{me} j.	6 ^{me} j.	3 ^{me} j.	6 ^{me} j.
nombre de méristèmes cultivés		35	15	16	6	5	8
longueur finale des racines isolées	pourcentage des racines mesurant de 1.3 cm à 2.9 cm.	22.9 %	33.3 %	18.75 %	50 %	—	37.5 %
	pourcentage des racines mesurant de 3 à 4.9 cm	40 %	40 %	25 %	33.3 %	—	50 %
	pourcentage des racines mesurant de 5 à 6.9 cm.	17.1 %	6.7 %	37.5 %	16.7 %	20 %	—
	pourcentage des racines mesurant 7 cm et plus	20 %	20 %	18.75 %	—	80 %	12.5 %
nombre de r_1	pourcentage des racines non ramifiées	5.7 %	6.7 %	6.25 %	16.7 %	—	25 %
	pourcentage des racines portant de 1 à 9 r_1	40 %	60 %	37.5 %	66.6 %	—	50 %
	pourcentage des racines portant de 10 à 15 r_1	22.9 %	13.3 %	12.5 %	—	20 %	—
	pourcentage des racines portant 16 r_1 et plus	31.4 %	20 %	43.75 %	16.7 %	80 %	25 %

Le Tableau VI nous indique que ce sont encore les méristèmes provenant de plantules de 3 jours qui donnent les meilleurs rendements. Les méristèmes provenant de plantules qui avaient atteint les mêmes stades seulement au sixième jour de germination, sont nettement inférieurs tant au point de vue de la croissance de la racine isolée qu'à celui de l'intensité de la ramification.

En d'autres termes, *pour un même stade de développement (racines de 2, 3 et 4 cm.) les méristèmes paraissent déficients lorsque le développement a demandé 6 jours, par rapport aux méristèmes des plantules arrivées au même stade seulement après 3 jours.*

DISCUSSION DES RÉSULTATS.

De nos observations il résulte donc que le *stade* de développement des plantules auquel on prélève le méristèmes pour les mettre en culture, de même que la *vigueur*

des plantules à un même stade, sont des facteurs de très grande importance qu'on semble avoir négligés jusqu'aujourd'hui, ainsi que R. BOUILLENNE l'a fait remarquer déjà en 1933.

Apparemment les méristèmes radiculaires traduisent, avec une extrême sensibilité, la capacité métabolique des plantules.

Mais de plus, des méristèmes prélevés le même jour sur des plantules de même stade, et s'étant comportés de la même façon *in vitro* au point de vue de la croissance, ont formé des racines très diversement ramifiées.

On peut donc pousser aussi loin que l'on veut la standardisation du matériel, il peut subsister encore de grandes différences dans la croissance et la ramification des racines isolées.

A quels facteurs attribuer ces résultats ?

Serait-ce, comme le pensent ROBBINS W. J. et WHITE V. à une déficience du substrat de culture ? Dans ce cas nous ne voyons pas comment il pourrait se faire, dans un même substrat de culture, que des racines s'allongent beaucoup moins que d'autres, qu'il y en ait de peu ramifiées et de très ramifiées, etc... Le substrat serait favorable à certains méristèmes, médiocre ou mauvais pour d'autres ? Ceci paraît douteux. A notre avis l'hypothèse des deux auteurs américains doit être rejetée. Certes, l'addition de substances diverses au milieu glucosé favorise la croissance des racines isolées mais il faudrait montrer qu'elle réduit très fortement l'ampleur des variations individuelles. De plus, comment comprendre que le méristème principal de la racine isolée cesse de croître tandis que les radicules peuvent encore s'allonger fortement et se ramifier ? Si le substrat est déficient, le serait-il moins pour les méristèmes des radicules que pour celui de la racine ?

L'hypothèse d'une accumulation dans le milieu de culture, par la racine, de substances inhibant le développement de celle-ci n'est pas non plus défendable. En effet ce devrait être chez les racines dont le comportement est le meilleur que cette inhibition aurait dû se manifester en premier lieu (voir aussi GAUTHERET. 1935).

C'est sur la petite portion de tissus embryonnaires que nous devons reporter le problème.

On pourrait penser que les différences de comportement sont dues au fait qu'il n'est pas possible de prélever, lors de l'amputation, des méristèmes exactement de même longueur. Or, il suffirait que la section intéressât une partie plus ou moins grande de la région d'allongement, pour que la croissance de la pointe radiculaire s'en ressentît plus ou moins. GAUTHERET a montré l'importance des traumatismes dans le comportement des méristèmes *in vitro* et FIEDLER a observé que des fragments de moins de 3 mm. (*Zea Mays*) ne croissent pas aussi bien que des fragments de 0,3 à 1 cm. ; selon le chercheur allemand le meilleur résultat est donné par des fragments de 4 mm.

Nous n'avons jamais utilisé que des fragments de 2 mm. au plus. Cependant ROBINS et ses collaborateurs ont obtenu des différences individuelles très fortes en partant de fragments radiculaires de 1 cm. au moins. Sans nier l'importance de la longueur de la portion de racine mise en culture, nous croyons donc que ce n'est pas encore ici qu'il faut trouver la cause profonde du phénomène.

Cette cause pourrait être d'ordre génétique, d'ordre physiologique ou d'ordre hormonal.

1° *D'ordre génétique.* Nous n'avons pas travaillé sur des graines sélectionnées. Les différences observées pourraient être attribuées au fait que des graines hétérozygotes nous mettent en présence de variables inconnues.

Cependant ROBBINS, W. J. et WHITE V., utilisant des graines sélectionnées, obtiennent des résultats comparables aux nôtres. De plus, dans une série d'expériences dont nous parlerons ultérieurement, nous avons constaté que des graines sélectionnées, même des lignées pures, nous ont encore donné des écarts importants, dans la culture des méristèmes.

2° *D'ordre physiologique ou hormonal.* La dernière hypothèse que nous pouvons formuler est celle-ci : Les différences de potentialité des méristèmes sont déjà virtuellement contenues dans les graines mises en culture. En outre, le stade de développement des plantules influence ces potentialités.

Le problème des variations individuelles des méristèmes cultivés in vitro serait donc déplacé. *Sans négliger l'importance de la composition du milieu de culture, c'est en dernière analyse, à ce qu'apporte le méristème au moment de la mise en culture, qu'il faut attribuer la grande variabilité observée dans les résultats.*

RÉSUMÉ.

Le but du présent travail a été d'étudier dans le détail les différences de comportement de méristèmes radiculaires de *Zea Mays*, L. cultivés in vitro en solution minérale glucosée, à 26° 5 C et à la lumière artificielle continue.

Si, généralement, les racines isolées qui s'allongent fortement sont abondamment ramifiées, des racines de même longueur finale peuvent être ramifiées fort diversement.

Les méristèmes se ressentent, avec une extrême sensibilité, du stade des plantules auquel ils ont été amputés.

Les méristèmes provenant de plantules de même stade mais qui ont atteint ce stade après 3 jours ou 6 jours de germination, ne se comportent pas de la même manière in vitro. Ce sont ceux qui proviennent des plantules les plus hâtives qui donnent les meilleurs rendements.

Le problème des variations de culture est reporté sur les potentialités des méristèmes lors de l'isolement de ceux-ci ; ces potentialités sont sous la dépendance de l'état physiologique des plantules.

*Laboratoire de Physiologie végétale,
Institut de Botanique de l'Université de Liège*

BIBLIOGRAPHIE

- BONNER J. and ADDICOT Fr. *Cultivation in Vitro of Excised Pea Roots*. Bot. Gaz. **99** p. 144, 1937.
- BOUILLENNE, RAY. *Recherches expérimentales sur la Néof ormation des Racines dans les plantules de IMPATIENS BALSAMINA*. Annales du Jard. Bot. de Buitenzorg 1933 et Arch. de l'Inst. Bot. de Liège, 10, 1933.
- BOUILLENNE RAY. et F. DEMARET, *Echanges respiratoires en fonction de l'hydratation chez BRYONIA DIOICA ; tubercules mâles et femelles aux différentes phases de végétation*, Ann. de Physiol. et de Phys., chimie biologique 1935, 100 pp.
- BOUILLENNE, RAY. en col. avec AVERY, BOYSEN-JENSEN, DOSTAL, KÖGL, KONINGSBERGER, NIELS-NIELSEN, SIRKS, ZOLLIKOFER, *Etudes et Recherches sur les Phytohormones*. Institut International de Coopération Intellectuelle, 1938. Paris.
- FIEDLER, H. *Entwicklungs- und Reizphysiologische Untersuchungen an Kulturen isolierter Wurzelspitzen*. Zeitsch. Bot., **30**, p. 385, 1936.
- GAUTHERET R. *Recherches sur la culture des tissus végétaux. Essais de culture de quelques tissus méristématiques*. Paris, 1935.
- GEIGER-HUBER, M. und. BURLET E. *Ueber der hormonalen Einfluss der β -indolyllessigsäure auf das Wachstum isolierter Wurzeln in keimfreier Organkultur*. Jahrb. wiss. Bot., **84**, p. 233, 1936.
- MALYSHEV N. *Das Wachstum des isolierten Wurzelmeristems auf sterilen Nährböden*. Biol. Zentrbl., **52**, p. 257, 1932.
- ROBBINS W. J. *Cultivation of excised root tips and stem tips under sterile conditions*. Bot. Gaz. **73**, p. 376, 1922.
- *Effect of autolyzed yeast and peptone on growth of excised corn root tips in the dark*. Bot. Gaz. **74**, p. 59, 1922.
- ROBBINS W. J. and MANEVAL W. E. *Further experiments on growth of excised root tips under sterile conditions*. Bot. Gaz. **76**, p. 274, 1923.
- *Effect of Light on growth of excised root tips under sterile conditions*. Bot. Gaz. **78**, p. 424, 1924.
- ROBBINS W. J. and WHITE V. B. *Limited growth of abnormalities in excised Corn Root Tips*. Bot. Gaz. **98**, p. 209, 1936.
- *Effect of extracts from the corn plant on growth of excised Root Tips*. Bot. Gaz. **98**, p. 520, 1937.
- TSUNG-LÈ-LOO and SHIH-WEI LOO. *Studies on the culture of isolated root tips under sterile conditions. — The Effect of Leaf Extracts on the Growth of Root-tips*. Sc. Reports Nat. Centr. Univ. Série B. Biol **2**, p. 51, 1935.
- WHITE, P. R. *Influence of some environmental conditions on the growth of excised root tips of Wheat seedlings in liquid media*. Plant Physiol. **7**, p. 613, 1932.
- *Concentration of inorganic ions as related to growth of excised root-tips of wheat seedlings*. Plant Physiol. **8**, p. 489, 1933.
- *Potentially Unlimited Growth of excised tomato root-tips in a liquid medium*. Plant Physiol. **9**, p. 585, 1934.

- *Seasonal Fluctuations in Growth Rates of Excised Tomato Tips*. Plant Physiol. **12**, p. 183, 1937.
 - *Survival of Isolated Tomato Roots at suboptimal and supraoptimal temperatures*. Plant Physiol. **12**, p. 771, 1937.
 - *Separation from yeast of Materials essential for growth of excised tomato roots*. Plant Physiol. **12**, p. 777, 1937.
 - *Amino-Acids in the nutrition of excised Tomato roots*. Plant Physiol **12** p. 793, 1937.
 - *Vitamin B₁ in the nutrition of excised Tomato roots*. Plant Physiol. **12**, p. 803, 1937.
-

Le problème de la polymérisation de l'eau et la mutarotation du glucose,

par H. WELSCH.

On sait que TANRET a observé qu'une solution de glucose présente un pouvoir rotatoire élevé au moment de la mise en solution et que ce pouvoir rotatoire s'atténue progressivement pour se stabiliser après un certain nombre d'heures, si l'on opère à la température ordinaire. Le pouvoir rotatoire passe de $+110^\circ$ à $+52^\circ,718$, pour la raie D du sodium à la température de 20° . Cette modification du pouvoir rotatoire s'appelle mutarotation.

La mutarotation serait due à la transformation partielle de l' α -*D*-glucose (forme courante du glucose cristallisé), dans sa solution aqueuse, en β -*D*-glucose.

Si la formule moléculaire du glucose est la formule oxydique proposée par TOLLENS, le glucose α présente l'oxydrile du carbone de liaison de l'oxygène situé du même côté que cet atome d'oxygène et inversement pour le glucose β (position *cis* et *trans* de l'oxydrile).

La vitesse avec laquelle s'accomplit la mutarotation varie sous l'influence de nombreux facteurs qui ont été passés en revue par LOWRY et SMITH.

L'accélération de la mutarotation par les acides a été signalée pour la première fois en 1855 par ERDMANN, et l'influence accélérante des bases par URECH en 1882. En présence d'ammoniaque, le glucose donne même une solution fournissant, sur le champ, la rotation définitive (SCHULTZE et TOLLENS). La potasse exerce la même action (TANRET).

LÉVY étudia systématiquement la catalyse de la mutarotation sous l'influence de différents agents en solution dans l'eau donne, notamment, comme coefficients de vélocité :

eau	—	0,00610	($t^\circ 20$)
H ₂ SO ₄	0,1 N	0,01866	($t^\circ 20,1$)
HCl	0,1 N	0,02300	($t^\circ 20,25$)
NaCl	5 %	0,00586	($t^\circ 20,2$)
	10 %	0,00533	($t^\circ 20$)
Na ₂ SO ₄	5 %	0,00800	($t^\circ 20,2$)
	10 %	0,00844	($t^\circ 20$)
NaAc	10 %	0,03897	($t^\circ 20,1$)

Ainsi, le chlorure sodique ralentit la mutarotation, tandis que le sulfate et surtout l'acétate de soude l'accélèrent au même titre que les bases et les acides. L'action catalysante du sulfate et de l'acétate est due à l'hydrolyse de ces sels (LÉVY, TREY).

KUHN et JACOB précisent que la mutarotation est légèrement retardée en solution normale de chlorure Na ou Li entre les PH 0,7 et 8. D'autre part, les sels d'acides faibles utilisés pour les solutions tampons exercent une puissante action catalytique.

Un mélange d'acide acétique, phosphorique ou citrique avec le sel sodique correspondant provoque une accélération rapide dès que le chiffre du pH s'élève au-dessus de 3 à 4, ou s'abaisse au-dessous de ces valeurs. Il y a donc action catalytique des ions d'acétate en milieu acide, dans le premier cas, et action catalytique des molécules d'acide acétique dans le second (SMITH).

L'ensemble de ces observations avait conduit à l'hypothèse que la mutarotation dépend de l'ionisation du sucre par formation d'un sel sous l'influence des acides ou des alcalis; les solvants actifs étaient ceux qui possédaient des propriétés soit acides, soit basiques, ou présentaient les caractères d'un solvant ionisant.

Mais cette théorie n'explique pas la mutarotation observée dans les solvants inertes et soigneusement dépourvus d'eau (tétraméthylglucose, PURDIE et IRVINE; tétraacétylglucose, FISCHER et DELBRUCK).

En outre, elle n'a pas lieu dans l'acétate d'éthyle ou la pyridine pure, ce qui montre que, même dans un solvant ionisant, il faut encore introduire un catalyseur pour déclencher la mutarotation.

OSAKA et EULER et ensuite KUHN et JACOB attribuent aux sucres des propriétés acides et basiques. La rapidité de la mutarotation dépend de la proportion d'ions basiques ou acides du sucre, formés par le catalyseur.

Mais alors, la pyridine à 100 % devrait être plus efficace qu'une faible solution de soude et, d'ailleurs, l'action des bases disparaît en l'absence d'eau.

On ne peut donc retenir l'hypothèse que la mutarotation dépend de l'ionisation du sucre par formation d'un sel sous l'influence des bases ou des acides, ni que les solvants actifs sont ceux qui ont des propriétés basiques ou acides ou possèdent les caractères d'un solvant ionisant.

Le fait qu'un mélange 1 pyridine + 2 crésol est un catalyseur vingt fois plus actif que l'eau contredit la théorie d'OSWALD et d'ARRHÉNIUS d'après laquelle la catalyse par les bases et les acides est due exclusivement aux ions H et OH, et que sa valeur peut servir à mesurer la concentration de ces ions dans la solution (LOWRY et SMITH).

LOWRY et SMITH attribuent une parfaite activité catalytique exclusivement aux solvants amphotères, ce terme étant compris dans le sens de « capables de donner ou d'accepter un proton ⁽¹⁾ ». Alors, les molécules d'un acide peuvent donner et les molécules d'une base peuvent recevoir un proton, par exemple



et comme la réaction est réversible, on s'explique l'influence des cations de bases faibles pouvant donner un proton et des anions des acides faibles pouvant en recevoir un; tandis que les cations métalliques et les anions d'acides forts n'agiront pas en raison de leur ionisation presque complète (LOWRY et SMITH; BRONSTED et GUGGENHEIM).

L'action catalytique de l'eau est donc due aux molécules d'eau non dissociées. Le mécanisme de la mutarotation s'explique ainsi par la migration d'un proton d'un point à un autre de la molécule: le solvant amphotère enlève un proton d'un endroit déterminé et simultanément il en ajoute un à un autre endroit de la molécule.

Si nous représentons les deux formes d'un sucre par HS et SH, l'action combinée d'un acide HA et d'une base B se représentera par le schéma



et dans le cas de l'eau amphotère,



*
* *

D'après la théorie de LOWRY et SMITH, la mutarotation dans l'eau distillée est l'œuvre des molécules d'eau non ionisées. Or, la vitesse d'une réaction étant proportionnelle au produit des concentrations des corps entrant en réaction, nous devons con-

(1) Expression employée par ces auteurs pour désigner un ion H.

stater une variation de la vitesse de la réaction si nous offrons, à des quantités égales de molécules de glucose, des quantités variables de molécules d'eau, toutes autres conditions restant les mêmes.

L'eau renfermant une certaine proportion de molécules d'eau polymérisée et une certaine proportion d'eau non polymérisée, autrement dit, de molécules libres, nous devons constater une variation de la vitesse de la mutarotation si nous faisons varier la proportion des molécules d'eau libres dans l'eau de la solution de glucose.

La mise en solution d'un sel modifie l'état d'équilibre entre molécules polymérisées et molécules libres en provoquant une dépolymérisation comme le montrent l'abaissement de la position du maximum de densité (DESPRETZ), la variation du spectre d'absorption pris à la température ambiante et qui se rapproche de celui de l'eau à température élevée; notons aussi que dans les diagrammes de l'eau fournis par les rayons X, on obtient 3 ou 4 anneaux et que le deuxième, attribué à l'eau polymérisée, disparaît dans une solution très concentrée de chlorure de lithium (MEYER).

Nous avons comparé la vitesse de la mutarotation dans l'eau distillée à la vitesse dans des solutions de différents sels au voisinage de la saturation, ainsi que dans des solutions de gélatine et de gélose.

Nous avons pris le PH des solutions afin de nous assurer que les résultats confrontés étaient bien comparables au point de vue des conditions dans lesquelles se passaient les réactions. Les mesures, très précises, ont été réalisées à l'Institut de Biologie générale, grâce à l'obligeance de M. le Prof^r DUBUISSON.

Voici les résultats que nous avons obtenus (fig. 1) :

Lorsque le sel mis en solution présente une tendance à l'hydrolyse, la vitesse de la rotation augmente, ainsi que l'avaient constaté LÉVY et TREY. Nous ne nous arrêterons pas, pour le moment, à l'examen de l'influence de ces sels, en solution voisine de la saturation, sur l'accélération de la mutarotation, parce qu'elle sort du cadre de la présente étude. (Nous avons étudié l'influence des sulfates de sodium, potassium, magnésium, ammonium, aluminium, des chlorures de magnésium et d'ammonium.)

La vitesse de la mutarotation est fortement réduite lorsqu'elle s'effectue dans une solution de chlorure sodique au voisinage de la saturation. A la température de 18°, la vitesse est assez

exactement réduite de moitié par rapport à celle observée lorsque le glucose est dissous dans l'eau distillée.

Toutefois, la viscosité de la solution aqueuse de glucose (40 gr. pour 100 cc. d'eau) étant 1,203 est., celle de la solution de 4 gr. de glucose dans 100 cc. de solution de chlorure sodique au voisinage de la saturation (environ 40 gr. NaCl pour 100 cc. d'eau) passe à 2,040 est.

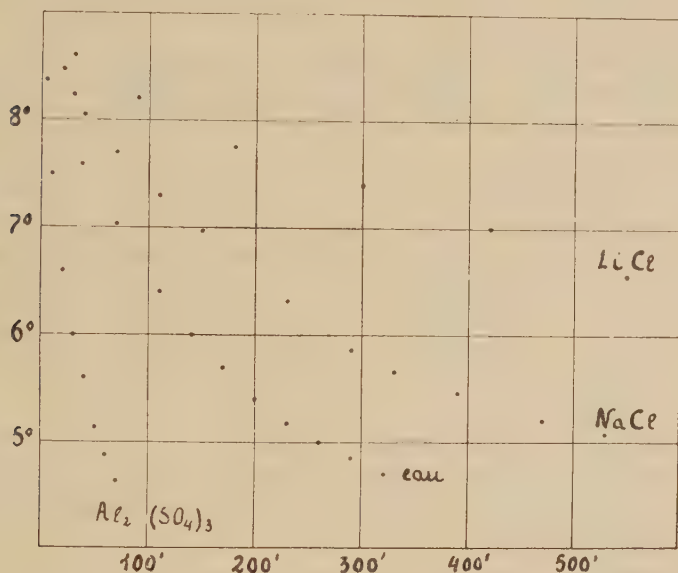


FIG. 1. — Valeurs de α_D entre 8° et 5° au cours de la mutarotation du glucose.

4 gr. de glucose en solution dans 100 cc. d'eau distillée ou dans 100 cc. de solution saturée de Li Cl, Na Cl, Al₂(SO₄)₃. T° 19° C.

Cette dernière est donc 1,696 fois plus visqueuse que la solution aqueuse et comme la vitesse d'une réaction est en raison inverse de la viscosité du milieu (toutes autres conditions restant les mêmes), en décomptant le freinage dû à la viscosité de la solution saline, par rapport à la viscosité de la solution aqueuse, nous constatons que l'addition du chlorure sodique a fait passer le coefficient de vitesse de la réaction de 1 à 0,848.

PASTEUR avait déjà signalé que la présence de chlorure sodique ralentit la mutarotation et attribuait le phénomène à une combinaison entre glucose et chlorure sodique. LÉVY a établi que la présence de 5 % de chlorure sodique abaisse le coeffi-

cient de vitesse de la mutarotation de 1 à 0,96 et que la présence de 10 % de chlorure sodique amène le coefficient de vitesse de la réaction à 0,874. Nous constatons maintenant que la présence de 40 %, environ, de chlorure sodique réduit le coefficient de vitesse à 0,848, valeur relativement élevée par rapport aux précédentes. Il se peut donc que l'action ralentissante du chlorure sodique soit en partie neutralisée par une action accélérante due à l'augmentation du nombre des molécules d'eau non polymérisées dans la solution.

En solution de chlorure potassique au voisinage de la saturation (environ 20 gr. pour 100 cc. d'eau), le glucose subit une mutarotation dont la vitesse est sensiblement la même que dans l'eau distillée.

Mais si nous opérons sur une solution de chlorure de lithium au voisinage de la saturation (environ 70 gr. de chlorure de lithium pour 100 cc. d'eau), les résultats obtenus deviennent intéressants. Le coefficient de vitesse de la mutarotation pour une solution de 4 gr. de glucose dans 100 cc. d'eau étant pris égal à l'unité, le coefficient de vitesse pour une solution de 4 gr. de glucose dans 100 cc. de solution de chlorure de lithium passe à 0,1904 (pH respectifs : 5,506 et 5,56).

Mais la viscosité de la solution chlorurée est 12,662 fois celle de la solution aqueuse de glucose. En outre, la masse d'eau mise à la disposition du glucose, dans 100 cc. de solution chlorurée, est fort inférieure à 100 cc.

Une partie de l'eau s'est fixée par hydratation sur les molécules de chlorure de lithium (environ 30 gr. dans l'hypothèse d'une molécule d'eau pour une molécule de chlorure) et échappe à la réaction avec le glucose.

En outre 100 cc. d'eau saturés de chlorure de lithium anhydre donnent environ 116 cc. de solution. Ainsi, 100 cc. de solution de chlorure de lithium ne laissent peut-être que 56 à 57 cc. d'eau à la disposition du glucose. En application de la loi de l'action de masse, la vitesse de la réaction doit passer de 1, pour 100 cc. d'eau à 0,57 pour 57 cc. d'eau. En tenant compte de ces deux facteurs (masse et viscosité), nous trouvons que le coefficient de vitesse de la mutarotation rapportée aux conditions de dilution et de viscosité de la solution aqueuse de glucose s'élève de 1 à 4,229. Cette valeur est en réalité un peu trop faible parce que nous avons négligé l'action légèrement retardante du chlorure de lithium sur la marche de la mutarotation.

Si donc nous admettons que la vitesse de la mutarotation

dans nos solutions à 4 % de glucose est proportionnelle aux concentrations en molécules de glucose et en molécules d'eau pouvant réagir avec ces molécules de glucose, nous devons en conclure que la solution de chlorure de lithium contient au moins 4,229 fois plus de molécules d'eau « disponibles » pour des volumes d'eau égaux.

*
* *

Nous avons repris les mêmes recherches sur des solutions de gélatine à 1 et à 0,5 %.

La présence de la gélatine ne modifie pas la marche de la

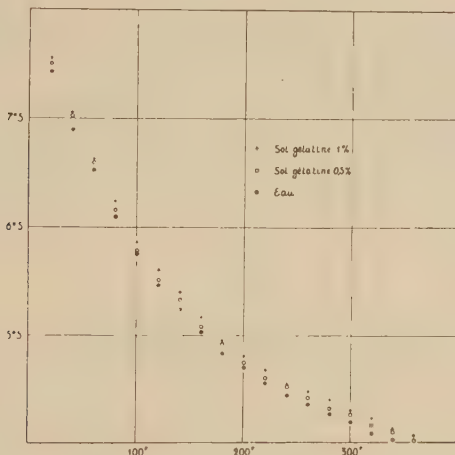


FIG. 2. — Valeurs de α_D au cours de la mutarotation du glucose (décompte fait de la déviation due à la gélatine) dans une solution de 4 gr. de glucose dans 100 cc. d'eau distillée ou dans 100 cc. de solution de gélatine à 0,5 et à 1 %. T° 18° C. (pH 5,455; 5,404; 5,506).

Le retard observé dans les valeurs relatives aux solutions de gélatine provient de la dissolution plus lente du glucose dans la solution de gélatine que dans l'eau distillée.

réaction : les courbes obtenues se superposent à celles fournies par la solution de glucose dans l'eau distillée (pH respectifs : 5,455; 6,32; 5,70; 5,318; 5,404. Pour l'eau 5,506) (fig. 2).

La viscosité des solutions contenant de la gélatine est cependant 1,704 fois supérieure à celle de la solution aqueuse de glucose, pour la concentration 0,5 %, et 4,04 fois supérieure pour la concentration 1 % en gélatine.

Évidemment, on pourrait supposer que, dans le cas de la mutarotation dans la solution de gélatine, le coefficient d'accélération dû à la dépolymérisation de l'eau est égal au coefficient de ralentissement dû à la viscosité du milieu — que la concentration de la gélatine en solution soit de 1 ou de 0,5 %.

Mais on peut mieux supposer qu'une partie de l'eau qui a pénétré dans l'intérieur des micelles s'est trouvée liée à celles-ci assez solidement pour perdre sa faculté de réagir avec les molécules de glucose, l'eau non liée ayant conservé, au moins

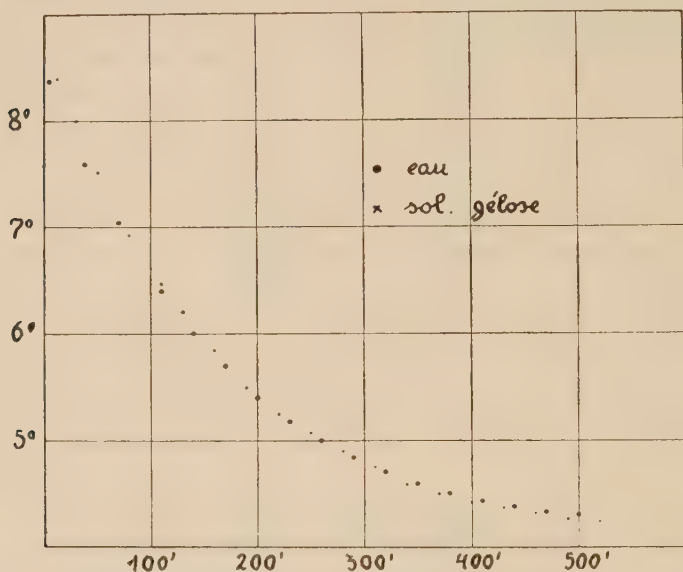


FIG. 3. — Valeurs de α_D au cours de la mutarotation du glucose.
4 gr. de glucose en solution dans 100 cc. d'eau distillée ou dans 100 cc.
de solution de gélose à 0,5 pour mille. T° 19° C.
Léger retard de la dissolution du glucose dans la solution de gélose.

sensiblement, son degré de polymérisation. Quant à la viscosité du milieu, celle-ci serait sans effet sur la vitesse de la mutarotation en raison du nombre relativement petit des micelles qui laisseraient, dans leurs intervalles, la même liberté aux chocs moléculaires que dans la solution de glucose dans l'eau distillée.

Nous avons également expérimenté des solutions de gélose. Comme il n'est pas possible d'obtenir des solutions suffisamment limpides, malgré de multiples filtrations, nous n'avons pu effectuer de mesures correctes sur des solutions dont la con-

centration dépassait 0,1 %. Déjà dans ces dernières il est impossible d'atteindre une précision de deux centièmes de degré.

La vitesse de la mutarotation dans la solution de gélose au demi-millième est sensiblement la même que dans l'eau distillée (pH : 5,70 et 5,56). Il en est de même si la solution de gélose est portée au millième. Nous enregistrons, cependant, une très légère accélération dans les solutions gélosées.

Si nous rapportons à l'unité la vitesse de la mutarotation dans l'eau distillée, cette vitesse passe à 1,055 dans la solution gélosée à 0,5 ‰ et approximativement à 1,078 dans la solution de gélose à 1 ‰ (fig. 3).

La viscosité de la solution gélosée à 0,5 ‰ additionnée de glucose est de 1,600 cst., celle de la solution à 1 ‰ additionnée de glucose est de 2,112 cst. Mais nous n'avons aucune raison de croire que cette viscosité supérieure à celle de la solution glucosée dans l'eau distillée exerce une influence sur la vitesse de la mutarotation, puisque nous avons admis que la viscosité de la solution de gélatine est sans effet sur cette vitesse.

RÉSUMÉ.

L'étude de la vitesse de la mutarotation du glucose dans une solution de chlorure de lithium au voisinage de la saturation montre une augmentation nette de cette vitesse par rapport à celle observée dans la solution aqueuse si l'on tient compte du ralentissement dû à la viscosité des milieux et à la quantité d'eau mise à la disposition du glucose : elle passe de l'unité à 4,229 environ, cette valeur étant probablement trop faible.

Cette constatation confirmerait l'hypothèse de LOWRY et SMITH, qui attribuent la mutarotation aux molécules d'eau libre : le chlorure de lithium a augmenté le nombre de ces molécules pouvant réagir avec le glucose en provoquant une dépolymérisation de l'eau de la solution.

L'addition de gélatine à la solution aqueuse de glucose ne modifie pas la vitesse de la mutarotation, malgré l'augmentation de la viscosité de la solution. Il n'y aurait donc pas de dépolymérisation et le jeu des molécules d'eau libre et de glucose n'en serait pas affecté. Il en est de même pour l'addition de gélose qui, cependant, produit peut-être une légère dépolymérisation de l'eau.

BIBLIOGRAPHIE.

- LOWRY et SMITH, *Mutarotation* (X^e Conférence de l'Union internationale de Chimie, Liège, 1930).
- ERDMANN, cf. *Jahresbericht f. 1855*, p. 671.
- URECH, *Ber.*, **15**, 2130; **16**, 762, 2270.
- SCHULTZE et TOLLENS, *Annalen*, **271**, 49.
- TANRET, *C. R.*, **120**, 1060.
- LEVY, *Zeits. physikal. Chem.*, **17**, 301.
- TREY, *Zeits. physikal. Chem.*, **18**, 193; **22**, 427.
- KUHN et JACOB, *Zeits. physikal. Chem.*, **113**, 389.
- PURDIE et IRVINE, *J. Chem. Soc.*, **85**, 1049.
- FISCHER et DELBRÜCK, *Ber.*, **42**, 2778.
- OSAKA, *Zeits. physikal. Chem.*, **35**, 661.
- LORWY et SMITH, *J. Chem. Soc.*, **85**, 2539.
- BRÛNSTED et GUGGENHEIM, *J. Amer. Chem. Soc.*, **49**, 2554.
- Consulter :
- DUCLAUX, *Traité de chimie physique appliquée à la biologie*, I (Paris Hermann, 1934).
- VLES, *Cours de physique biologique*, vol. I (Paris, Vigot, 1927).
- THOMAS, *Manuel de biochimie* (Paris, Masson, 1936).



LA
NÉOFORMATION DES BOURGEONS
CHEZ LES VÉGÉTAUX

PAR

P. C. PREVOT

Docteur en Sciences Naturelles.

Extrait des Mémoires de la Société royale des Sciences de Liège,
4^e série, tome III, 1939.

LA NÉOFORMATION DES BOURGEONS CHEZ LES VÉGÉTAUX

INTRODUCTION.

Dans ce mémoire nous présentons, en ordre principal, les résultats que, depuis 1928, nous avons obtenus dans l'étude d'un des problèmes les plus captivants de la physiologie végétale : la production expérimentale des bourgeons.

Nous n'avons pas pour but de faire une monographie de toutes les recherches accomplies dans ce domaine. Après une mise au point de la question, nécessairement un peu longue par suite de l'abondance de la littérature sur ce sujet, nous exposons nos résultats expérimentaux.

Quelques expériences ont déjà été publiées, en collaboration avec R. BOUILLENNE [1934, **12**, **13**, **74** ⁽¹⁾], après la présentation de notre thèse doctorale (1932) : *Recherches expérimentales sur les phénomènes de néoformation chez « Begonia Rex »* Putz. D'autres ont été publiées sous forme de courtes notes préliminaires (de 1935 à 1938, **75** à **81**). La plus grande partie est inédite.

(1) Les chiffres en caractères gras renvoient à l'*Index bibliographique* inséré à la fin du travail.

POSITION DU PROBLEME.

Le problème des différenciations est un des plus complexes de la physiologie végétale. Il comporte, en effet, l'étude de trois catégories de phénomènes :

1° La différenciation à l'intérieur d'une cellule (noyau, vacuomes, protoplasme, chondriosome, etc.);

2° La différenciation d'un ensemble de cellules encore indifférenciées (embryon, méristème) en tissu (épiderme, parenchyme, phloème, cambium, xylème, etc.);

3° L'organisation de tiges, racines, feuilles, fleurs, etc., à partir de cet ensemble de cellules embryonnaires.

A l'heure actuelle, l'étude de cette vaste question est à peine ébauchée. Les données anatomiques accumulées pendant de nombreuses années constituent, sans doute, une base de constatations extrêmement intéressante, mais elles n'apportent qu'une faible contribution à la mise en évidence des facteurs qui provoquent et contrôlent les différenciations. Quant aux recherches physiologiques sur ce problème, cette simple phrase, tirée d'un travail tout récent de BONNER (1937, p. 634, 7), suffit pour montrer qu'il y a encore presque tout à faire : *The substances responsible for the direction of growth, for development and differentiation, still offer an almost virgin field.*

Il est plausible de supposer qu'il existe une certaine interdépendance entre ces trois catégories de différenciations (cellulaire, histologique, organogénique) et que la compréhension des phénomènes de différenciation ne sera possible qu'après une étude approfondie de chacune de ces catégories. Malheu-

reusement, la complexité extraordinaire du problème nous en interdit l'étude globale : l'ampleur d'un tel travail est en dehors de la portée d'un seul chercheur.

Quoique nous nous rendions parfaitement compte de l'intérêt fondamental de l'une comme de l'autre question, nous avons été obligé de nous limiter. Nous avons entrepris l'étude de la différenciation des organes et, ici encore, nous avons dû faire un choix et nous en tenir à l'étude de la formation des méristèmes de tiges (bourgeons) ⁽¹⁾.

LES MERISTEMES.

La croissance d'un végétal s'effectue à partir de massifs de cellules ayant gardé les caractères de cellules embryonnaires et situés à l'extrémité des tiges et des racines : les *méristèmes*. C'est ainsi que dans la graine, dès les premières phases de différenciation de l'embryon, apparaissent deux méristèmes : un méristème de tige et un méristème de racine (fig. 1). Le développement de ces deux méristèmes donnera naissance à tous les tissus des tiges et des racines.

Dans une tige en voie de croissance, on peut distinguer deux catégories principales de méristèmes : le méristème terminal ou *sommet végétatif* (fig. 2) et des méristèmes localisés à l'aisselle des feuilles : les *bourgeons axillaires*. En outre, des méristèmes de tiges peuvent se former dans certaines circonstances à des endroits inhabituels (feuilles, entre-nœuds, racines) : ce sont des *bourgeons adventifs*.

Nous avons tenu à rappeler brièvement ces quel-

(1) Un travail d'ensemble sur la différenciation des méristèmes radiculaires est poursuivi à l'Institut de Botanique de l'Université de Liège par R. BOUILLENNE et ses collaborateurs. Consulter, à ce sujet, l'*Index bibliographique* aux nos 9, 10, 15 et 16.

ques notions élémentaires, parce que, dans la littérature, il existe fréquemment une certaine confusion

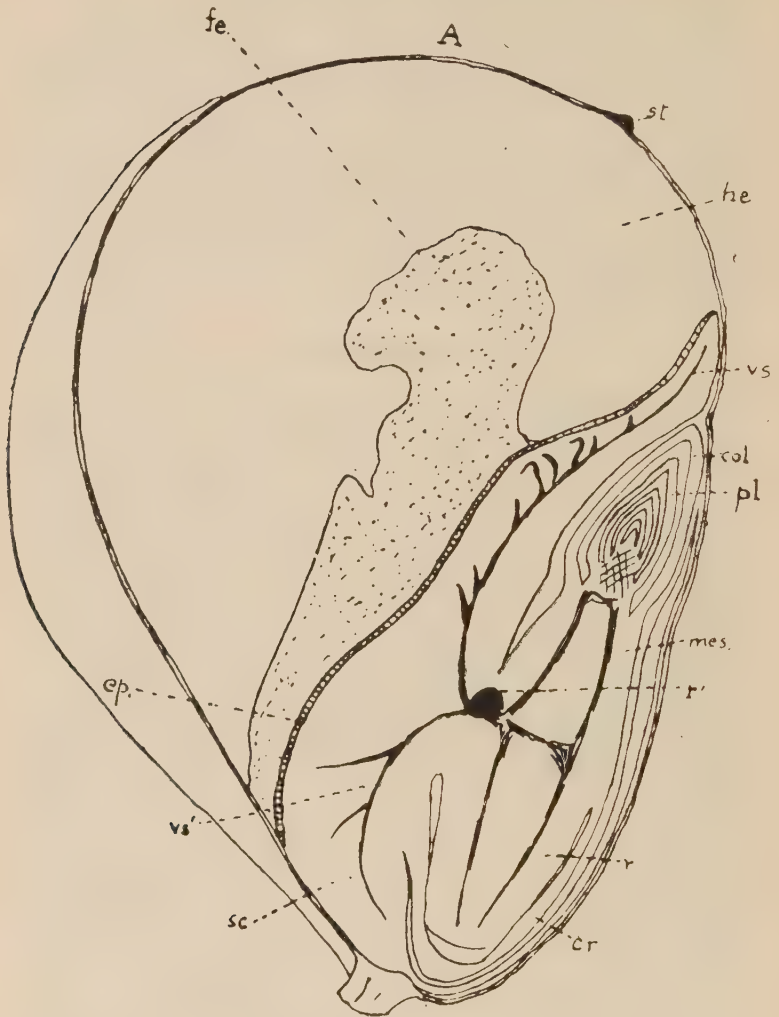


FIG. 1. — Coupe transversale dans une graine de maïs.

r=racine; pl=sommet végétatif

(d'après ARBER, *Monocotyledons*, Cambridge, 1925).

entre ces différentes sortes de méristèmes. C'est ainsi que sous le terme « régénération » on englobe à la

fois l'étude du développement des bourgeons axillaires, de la formation des bourgeons adventifs et de la reconstitution d'un méristème terminal amputé. Nous



FIG. 2. — Microphotographie de la coupe longitudinale d'un méristème de *Syringa vulgaris* (d'après Priestley et Swingle, 1929).

pensons qu'il convient de réserver le terme « régénération » à la reconstitution d'un organe mutilé (PILKINGTON, 1929, 72). Dans le cas de la constitution d'un méristème de tige à partir de cellules différen-

ciées (bourgeons adventifs), nous proposons d'utiliser le terme « néoformation », pour bien indiquer qu'il s'agit de la constitution *de novo* d'un méristème, en dehors des conditions habituelles de croissance.

CHOIX DE LA METHODE DE RECHERCHE.

Le problème de la formation des bourgeons peut être abordé expérimentalement de trois façons. La première consiste à étudier les conditions d'apparition des premiers méristèmes de la plante, à partir de la cellule-œuf fécondée ou zygote. Les divisions de la zygote donnent naissance à une masse de tissus constitués de cellules presque semblables, à protoplasme dense, rapport nucléo-plasmique élevé, sans vacuoles bien développées. Quels sont les facteurs anatomo-physiologiques qui, à un endroit déterminé de cette masse de tissus embryonnaires, provoquent l'organisation d'une structure de tige et à un autre endroit l'organisation d'une structure de racine ? (fig. 1). Ce moyen d'attaque du problème consiste donc à suivre pas à pas la différenciation des tissus de l'embryon à partir de la zygote.

Mais il faudrait ajouter aux données presque exclusivement anatomiques de l'embryologie traditionnelle, des précisions sur la physiologie, la constitution chimique des différentes parties de l'embryon. Il faudrait étudier les corrélations entre ces diverses parties ainsi qu'entre l'embryon et le reste de la graine. Il est permis de supposer que des recherches de nature à déterminer ou à modifier les potentialités de chaque tissu aboutiraient à des résultats aussi importants que la mise en évidence des localisations germinales dans l'œuf des animaux.

La deuxième façon d'aborder l'étude de la constitution de méristèmes de tiges consiste à déterminer les facteurs de la formation des bourgeons axillaires sur une plante en voie de développement. La nature

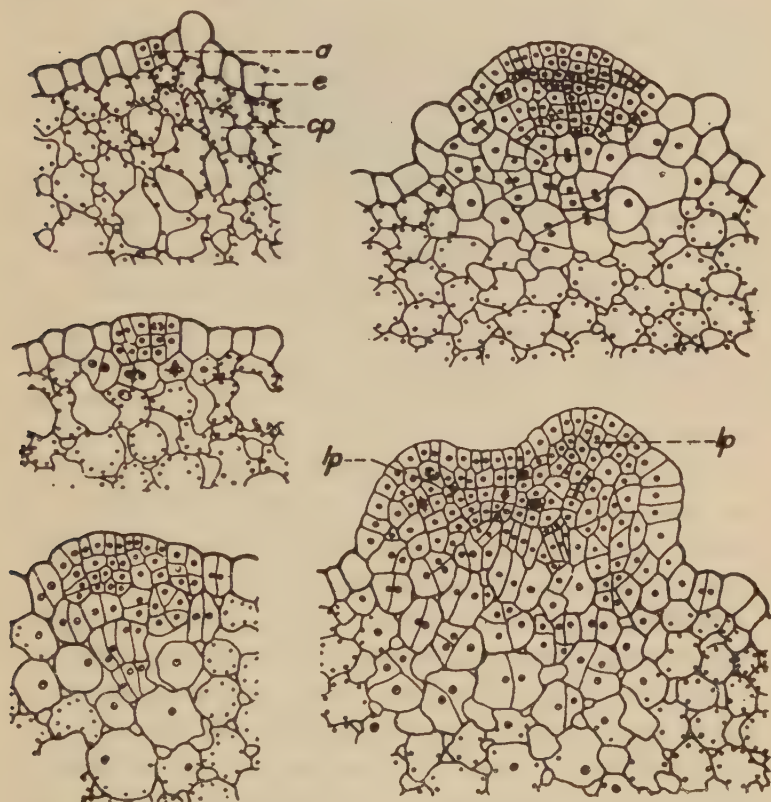


FIG. 3. — Diverses phases de la néoformation des bourgeons sur l'hypocotyle de *Linum usitatissimum* (d'après Crooks, 20).

de ces bourgeons (foliaires ou florifères), leur disposition sur la tige (phyllotaxie) dépendent de nombreux facteurs externes et internes dont la nature et les interactions sont encore mal connues. Des recherches qui auraient pour but la précision des facteurs

qui contrôlent la production de ces bourgeons axillaires apporteraient une contribution du plus haut intérêt à l'étude de la formation des méristèmes de tiges ⁽¹⁾.

Enfin, une troisième façon d'attaquer la question de la différenciation des méristèmes de tige consiste à déterminer les facteurs qui contrôlent la formation de bourgeons à partir de tissus déjà différenciés (*bourgeons adventifs*). Voici quelques exemples.

Les cellules épidermiques et parenchymateuses de la feuille de *Begonia Rex* Putz. peuvent, dans certaines circonstances, donner naissance à des bourgeons (fig. 6). Il en va de même dans l'hypocotyle de *Linum usitatissimum* (fig. 3). Dans les tiges de *Populus nigra* var. *pyramidalis*, l'extrémité apicale développe un cal à partir duquel se différencient les bourgeons (fig. 10).

Dans les racines de *Cichorium Intybus* (Chicorée), les bourgeons proviennent aussi de cals formés, à partir du cambium et des rayons ligneux, à la surface de blessure de ces racines.

La hampe florale de *Scilla verna*, les fruits d'*Opuntia* peuvent former des bourgeons (CHOUARD, 19).

Dans les racines de *Convolvulus arvensis* des bourgeons apparaissent à partir du péricycle (fig. 4).

Ces exemples montrent que les bourgeons adventifs peuvent apparaître sur n'importe quel organe (racine, tige, feuille) et avoir des origines histologiques très différentes (épiderme, cambium, rayons ligneux, péricycle, etc.). Cependant, tous ces cas de

(1) Signalons, à ce sujet, le travail de M. HENROTIN, qui démontre l'existence à l'état normal, chez *Juglans regia*, de nombreuses ébauches de bourgeons situés à côté du bourgeon axillaire habituel (*Thèse de l'Institut de Botanique de l'Université de Liège, Laboratoire de Morphologie végétale, 1934, n° 39*).

production de bourgeons posent le même problème : Quels sont les facteurs qui amènent une cellule différenciée à entrer en voie de mitoses rapides et à donner naissance à un méristème de tige ?

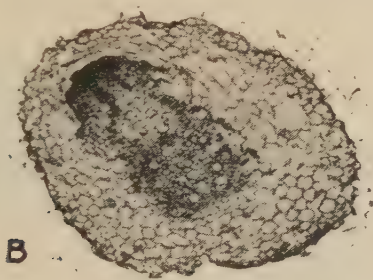


FIG. 4. — Formation de bourgeons à partir du péricycle dans la racine de *Convolvulus arvensis* (d'après Priestley et Swingle, 1929).

Nous avons choisi l'étude de la formation des bourgeons adventifs pour trois raisons :

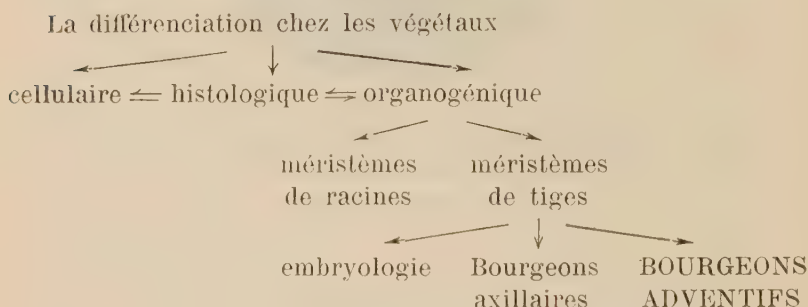
1° Elle constitue le moyen d'attaque le plus direct dans l'analyse de la différenciation des méristèmes de tiges : production à volonté de nouveaux méristèmes; distinction nette entre tissus qui donnent des bourgeons et tissus qui n'en donnent pas; les tissus sont directement accessibles à l'expérimentateur (par exemple un épiderme de feuille à partir duquel se forment des bourgeons).

2° La production expérimentale des bourgeons adventifs permet en outre l'étude d'un facteur important dans la différenciation, celui des corrélations, c'est-à-dire des actions réciproques des organes les uns sur les autres. Comment une cellule épidermique de la feuille de *Begonia Rex*, qui serait restée toute sa vie une cellule épidermique, peut-elle, quand la

feuille est isolée du reste de la plante, donner naissance à un méristème de tige ?

3° Enfin, la formation des bourgeons adventifs offre un grand intérêt au point de vue pratique, en permettant éventuellement d'accélérer la propagation végétative d'une plante (voir p. 186).

Le schéma suivant rend compte de la position du problème que nous étudions dans l'ensemble de la grande question des différenciations chez les plantes.



CHAPITRE PREMIER.

ETAT ACTUEL DU PROBLEME.

Avant de donner un aperçu des principaux faits et des théories émises pour expliquer la néoformation des bourgeons, voyons comment le phénomène se présente dans un cas typique : celui des boutures de feuilles de *Begonia Rex* Putz.

1. La néoformation des bourgeons sur la feuille de « *Begonia Rex* » Putz.

Une plante de *Begonia Rex* Putz. présente des méristèmes de bourgeons à l'extrémité de la tige et à l'aisselle des feuilles. Le méristème terminal de la

tige donne naissance aux différents tissus de la feuille: épiderme, parenchyme, xylème, phloème. Isolons de la plante un morceau de feuille; plaçons-le dans une couche sur de la cendrée. Au bout de dix à douze jours nous voyons apparaître, à l'extrémité du mor-



FIG. 5. — Formation de bourgeons et de racines à l'extrémité proximale d'un morceau de feuille.

ceau de feuille la plus rapprochée de la tige (extrémité proximale) ⁽¹⁾, de petites protubérances situées sur la nervure, aux faces interne et externe de la

(¹) Nous appellerons toujours extrémité proximale de la feuille celle qui est la plus proche de la tige; l'autre est l'extrémité distale.

feuille. Trois jours plus tard, nous voyons que certaines de ces protubérances ont évolué en racines et d'autres en bourgeons (fig. 5). Une étude anatomique montre que les bourgeons proviennent du recloisonnement de cellules épidermiques et parenchymateuses (fig. 6), et les racines de cellules voisines des faisceaux libéro-ligneux (péricycle).

La formation de méristèmes de tiges et de racines sur la feuille de *Begonia Rex* pose deux problèmes :

1° Des cellules différenciées qui auraient gardé normalement leurs caractères histologiques propres donnent naissance à des méristèmes quand elles sont isolées de l'ensemble de la plante. C'est le problème des corrélations entre les diverses parties du végétal.

2° Certaines cellules évoluent en méristèmes de tiges (cellules de l'épiderme), d'autres en méristèmes de racines (cellules du péricycle). C'est le problème de la morphogénèse des organes végétaux : quels sont les facteurs qui orientent les divisions de certaines cellules vers la constitution d'un méristème de tige, tandis que les divisions d'autres cellules sont orientées vers la constitution d'un méristème de racine ?

On comprend immédiatement l'intérêt théorique considérable qui s'attache aux recherches sur la néoformation des bourgeons et des racines.

L'importance pratique de ce travail ne le cède pas à son intérêt théorique. Si nous approfondissons la connaissance des conditions de formation des bourgeons et des racines, nous faciliterons les bouturages par tiges, feuilles ou racines, de plantes de grande importance économique, dont le bouturage n'avait pas réussi jusqu'ici; nous fournirons aux agronomes un moyen de sélection rapide.

Un exemple typique à ce sujet nous est donné par

le travail de KWASNIKOV (1937, 51) sur *Cichorium Intybus*. Étudiant la néoformation des bourgeons par les racines de Chicorée, l'auteur arrive à accélérer de façon étonnante la sélection des plantes les meilleures. Ces résultats pourraient être directement appliqués à la culture des Chicorées de Bruxelles. Autre exemple : nous avons réussi à provoquer la néoformation de bourgeons sur des rondelles de racines de Betteraves sucrières. Ce moyen pourrait être utilisé pour la sélection rapide de variétés donnant un fort pourcentage en sucre.

Dans la revue des travaux que nous donnons ci-après, nous analysons d'abord les recherches qui se rapportent aux phénomènes de corrélation, ensuite celles qui ont pour objet le problème de la morphogénèse.

2. Les corrélations d'inhibition.

L'étude des corrélations dans les phénomènes de néoformation de bourgeons a été très peu développée jusqu'ici. La plupart des recherches sur les corrélations ont été, en effet, effectuées sur l'inhibition du développement des bourgeons préformés ⁽¹⁾, par le bourgeon terminal en voie de croissance.

Nous allons donner rapidement ce que nous savons sur les corrélations dans la néoformation des bourgeons. Nous envisagerons ensuite les corrélations dans le cas des bourgeons préformés.

Toutes les expériences sur la production expérimentale des bourgeons mettent en évidence le fait

(1) Nous entendons par bourgeons préformés ceux qui existent normalement sur le végétal sans intervention expérimentale : bourgeons axillaires, bourgeons marginaux des feuilles de *Bryophyllum*, bourgeons de feuilles de *Cardamine pratensis*, etc.

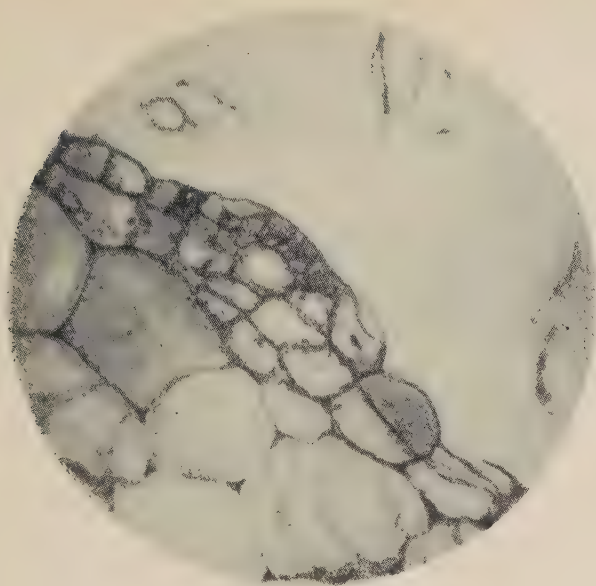
de la corrélation : il faut isoler un fragment de la plante entière (racine, tige ou feuille) pour lui faire donner des bourgeons.

TITTMANN (1895, 104) montre que si chez *Populus Pyramidalis* on empêche la formation du cal apical et qu'on enlève les bourgeons axillaires, des bourgeons peuvent apparaître au pôle basal, alors que celui-ci ne donne normalement que des racines.

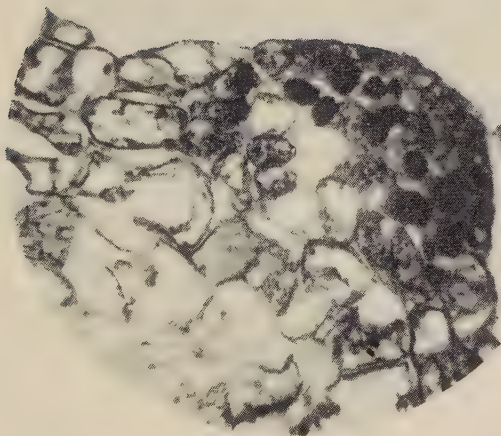
En 1905, GOEBEL (33) résume de nombreuses observations dans son travail : *Allgemeine Regenerations-Problem*. Le résultat qu'il obtient à ce sujet sur *Begonia Rex* nous intéresse particulièrement. Quand on enlève le sommet méristématique de la plante, ou qu'on empêche son développement (en le plâtrant, par exemple), les feuilles sur la plante produisent des bourgeons au point pétiolaire, alors que la production des bourgeons par les feuilles n'est généralement observée que sur des feuilles isolées de la plante (fig. 7). Il interprète ce phénomène de corrélation comme dû à l'attraction et l'utilisation par le sommet méristématique en voie de croissance, de substances nécessaires à la production des bourgeons.

KUPFER (1907, 47) défend une théorie d'après laquelle la formation des bourgeons dépendrait d'enzymes dont l'activité serait inhibée à l'état normal. Les racines de *Rorifa armoracia* donnent deux sortes de bourgeons : les uns formés à l'avance à l'endroit d'insertion des racines secondaires, les autres provenant du cambium; ils apparaissent sur la racine aussi bien à la partie inférieure qu'à la partie supérieure, parfois aux deux en même temps.

Si l'on enlève tous les tissus externes y compris le cambium, le tissu fondamental interne peut donner des bourgeons à différents endroits, de préférence au



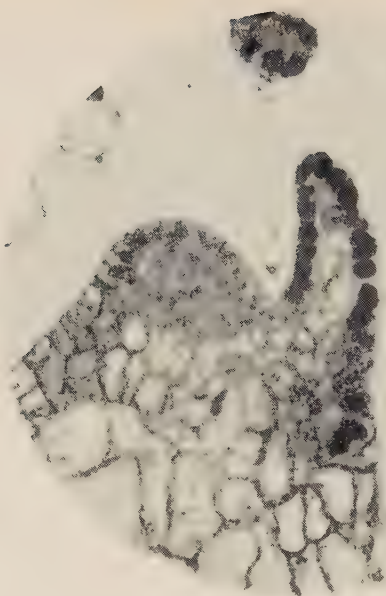
1



2

FIG. 6 A. — Quatre phases de la différenciation des bourgeons à partir de l'épiderme de la feuille de *Begonia Rex* (110 $\times$).

3



4

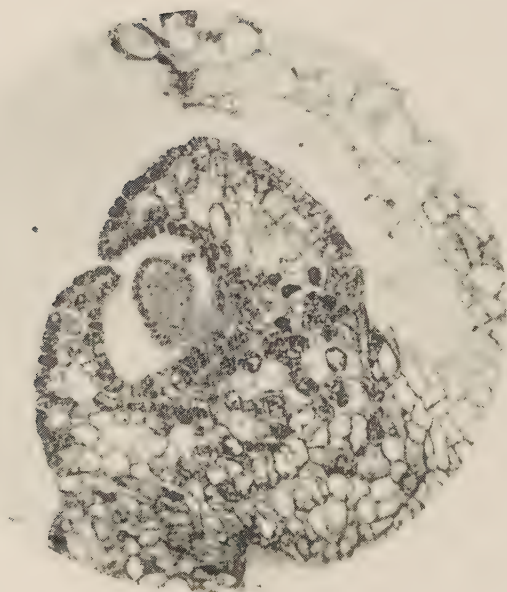
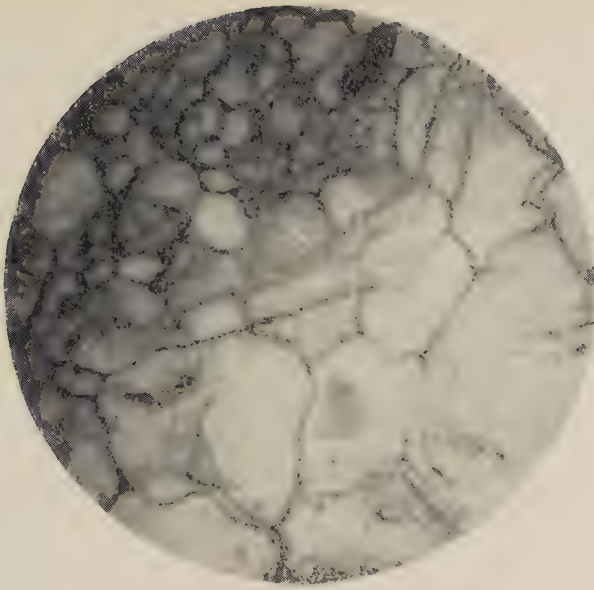
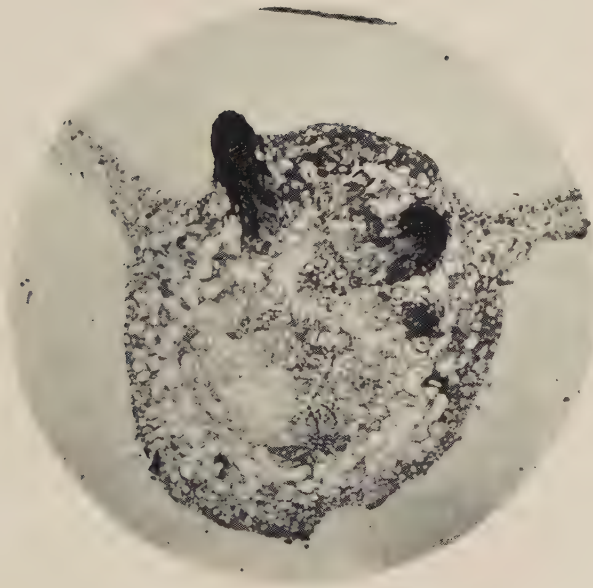


FIG. 6 A. — Quatre phases de la différenciation des bourgeons
a partir de l'épiderme de la feuille de *Begonia Rex* (110 $\times$).



1



2

FIG. 6 B. — Les racines se forment à partir du péricycle.

1. Premières divisions ($\times 110$).

2. Les racines traversent les tissus de la feuille ($\times 20$).

côté distal. Nous pensons que cette observation est fort intéressante, parce qu'elle montre que l'isolement d'un tissu (tissu fondamental interne) des autres tissus de la racine lui permet de manifester des capacités néoformatrices qui seraient restées cachées dans

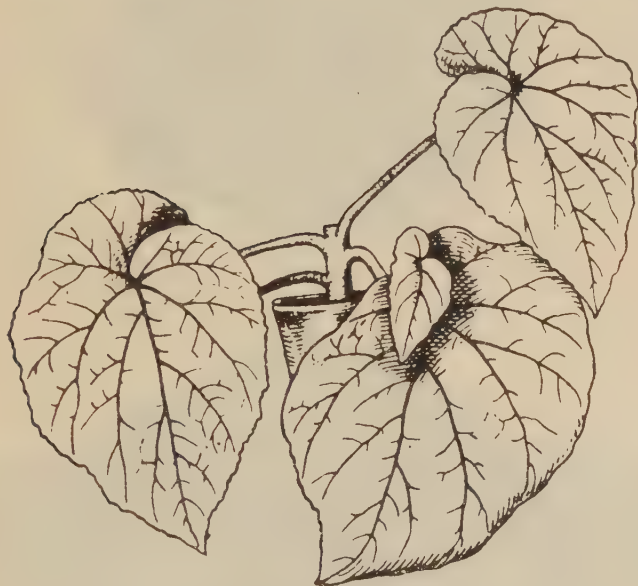
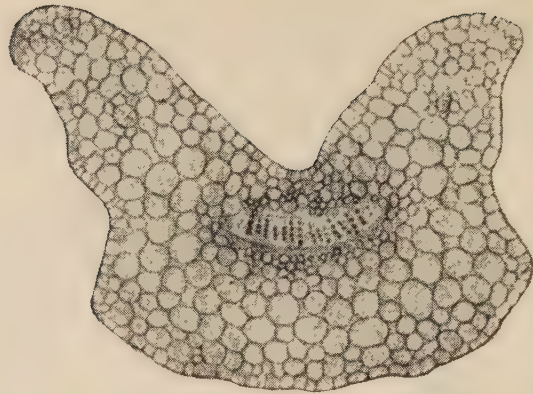


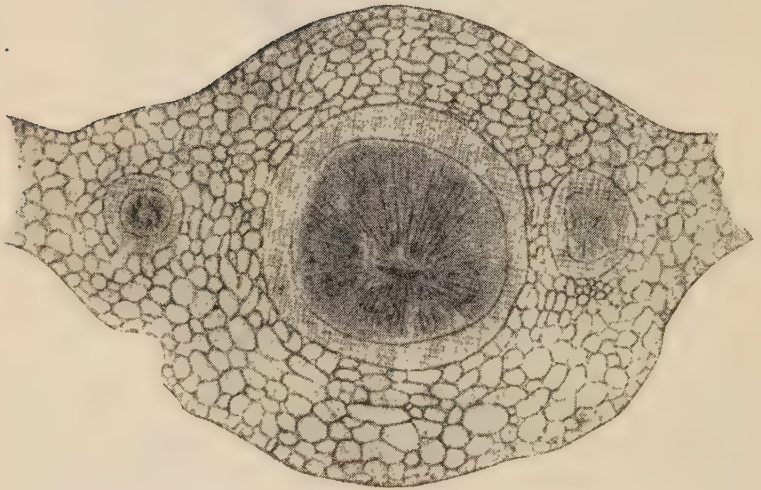
FIG. 7. — Plante de *Begonia Rex* décapitée.
Des bourgeons se sont formés sur les feuilles non isolées
de la plante (d'après Goebel, 1905).

la racine intacte (voir notre expérience n° 18, où l'isolement de l'épiderme et du parenchyme de la nervure provoque la différenciation de cellules parenchymateuses en nouveaux faisceaux libéro-ligneux).

WINKLER (1908, 116) décrit les modifications des faisceaux libéro-ligneux du pétiole de *Torenia Asiatika* quand la feuille est isolée de la plante. Il montre que de nouveaux pôles libéro-ligneux apparaissent au sein du parenchyme interne, transformant la symé-



A



B

FIG. 8. — Coupes transversales dans le pétiole de *Torenia asiatica*.

A. Pétiole d'une feuille sur la plante : symétrie bilatérale typique.

B. Pétiole d'une feuille en voie de néoformation : de nouveaux pôles se sont différenciés et donnent au pétiole la symétrie radiée d'une tige (d'après Winkler, 1908).

trie bilatérale de la nervure en symétrie radiée caractéristique des tiges (fig. 8). Il attribue la structure normale de la feuille à l'action inhibitrice des corrélations qui empêche l'expression de toutes les potentialités des cellules.

SIMON (1908, 87) étudie la formation des bourgeons et des racines sur les boutures de rameaux de *Populus*,

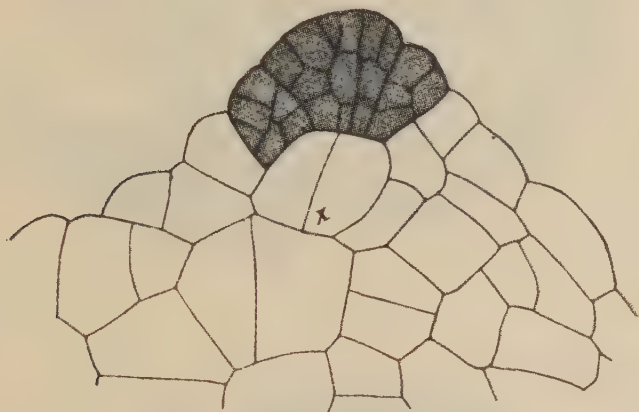


FIG. 9. — Début de la formation d'un bourgeon dans un cal de *Populus nigra* (d'après Simon, 1908).

surtout *Populus nigra*, à partir des cals qui se forment à la surface de coupure, aussi bien à la partie basale qu'à la partie apicale (fig. 9). Normalement, le cal apical donne naissance à des bourgeons, le cal basal à des racines.

Cependant, quand il empêche la formation du cal à l'apex (par exemple en plongeant la partie apicale dans l'eau), des bourgeons se développent à partir du cal basal (fig. 10).

Il semble donc bien que c'est la présence de bourgeons au cal apical qui empêche l'apparition de bourgeons au cal basal.

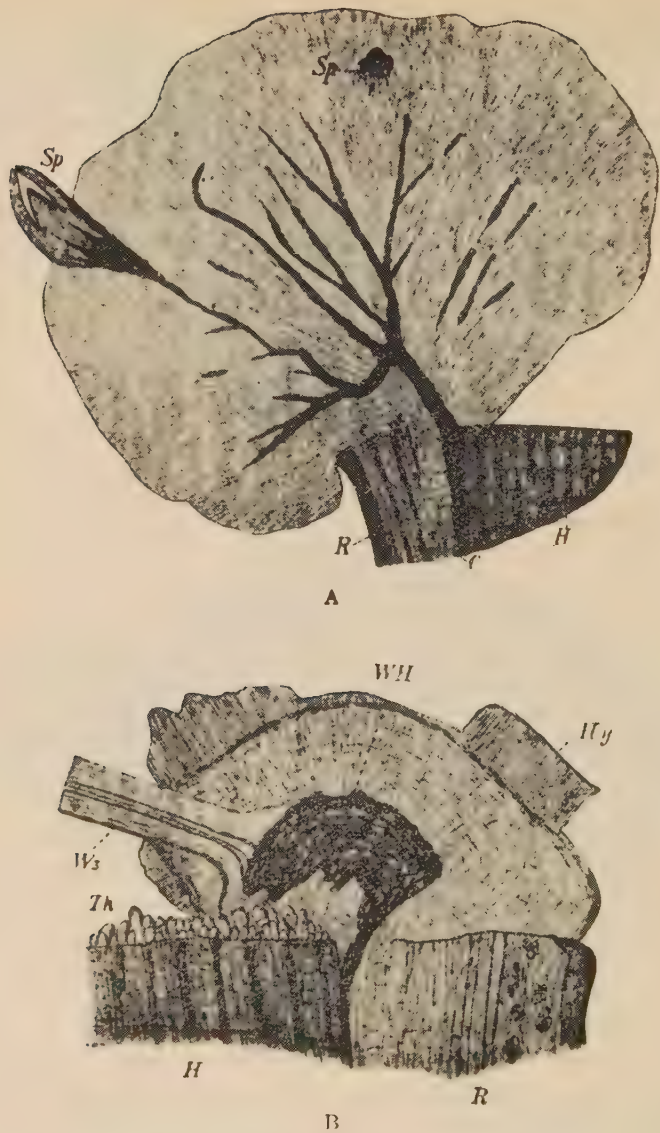


FIG. 10. — Cals sur bouture de tige de *Populus*.
 A. Cal apical, avec bourgeons, d'une bouture normale.
 B. Cal basal, sans bourgeons, d'une bouture normale.

SCHOUTEDEN-WERY (1922, 86) étudie les conditions d'apparition des bourgeons sur les racines de *Cichorium Intybus*, principalement l'influence des facteurs externes : lumière-pesanteur.

Elle conclut de son travail que (p. 185) :

1° « Les racines de Chicorée manifestent toujours



FIG. 10. — Cals sur bouture de tige de *Populus*.

C. Cal basal d'une bouture dont on a empêché la formation de bourgeons à la partie apicale : nombreux bourgeons au cal basal (d'après Simon, 1908).

une polarité gemmaire fort nette : en toutes positions la région proximale ⁽¹⁾ produit des bourgeons ;

2° « Cette polarité gemmaire peut être non invertie, mais combattue, cependant, par les facteurs externes pesanteur et lumière, qui interviennent dans

(1) SCHOUTEDEN-WERY appelle la « région proximale » de la racine celle qui est la plus rapprochée de la tige.

la production de bourgeons au pôle opposé. Ces facteurs externes peuvent donc suppléer au facteur interne et produire les mêmes effets que lui ». Nous verrons plus loin que les expériences de KWASNIKOV et les nôtres infirment cette façon de voir.

Nous interprétons ces expériences de la façon suivante : en réalité, toute la racine possède le pouvoir de développer des bourgeons; mais souvent, les bourgeons du pôle proximal se développent plus rapidement que les autres; à la suite de quoi le développement des bourgeons distaux est arrêté et ils restent souvent à l'état d'ébauches embryonnaires. Si l'on active le développement des bourgeons distaux, ils peuvent se développer aussi rapidement que les autres et la polarité des boutures disparaît.

Les expériences de SCHOUTEDEN-WERY nous permettent en outre de tirer la conclusion très importante que si le développement des bourgeons au pôle proximal peut empêcher le développement des bourgeons au pôle distal, **en aucun cas le développement des bourgeons au pôle proximal n'a pu être empêché.** Il semblerait donc que l'on soit ici en présence d'une action inhibitrice polarisée en sens proximal $\rightarrow$ distal ⁽¹⁾.

JONES (1925, 42) étudie les phénomènes de polarité manifestés dans la production des racines et des bourgeons sur les racines de *Crambe Maritima* (fig. 11).

Quand l'extrémité proximale est dirigée dans le sens de la force centrifuge ⁽²⁾, les bourgeons apparaissent à l'extrémité distale. Il montre aussi qu'une

(1) Nous faisons la même constatation sur les boutures de morceaux de feuille de *Begonia Rex* (voir nos expériences nos 9, 23, 24, 26 et 28).

(2) Nous verrons plus loin l'importance capitale de cette observation, que nous avons soulignée.

augmentation de température de 2° C. suffit pour provoquer le développement de bourgeons à un endroit qui auparavant n'en avait rien donné.

Nous pensons qu'on peut donner à ces expériences la même interprétation que celle que nous avons don-

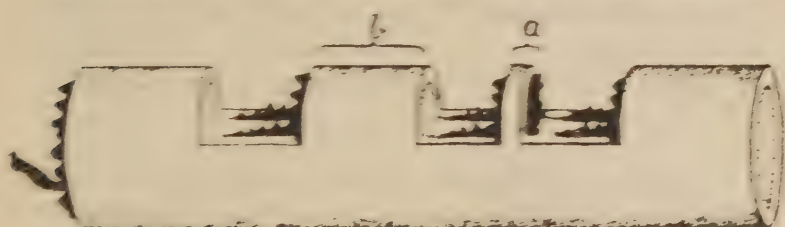


FIG. 11. — Présence d'une région apicale des bourgeons sur la face interne du grand méristème. Les bourgeons en sont séparés quand le méristème se rompt. On voit même ici les bourgeons pousser. (Schubert, *Botanische Jahrbücher*, Leipzig, 1925.)

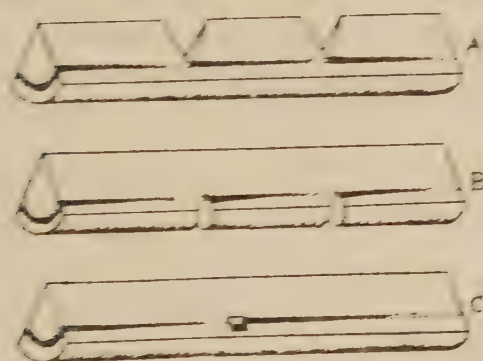


FIG. 12. — L'interruption du transport dans le méristème de grande méristème fait apparaître des bourgeons en haut au point où le transport a été coupé. (Schubert, *Botanische Jahrbücher*, Leipzig, 1925.)

née pour les expériences de SCHUBERT-WEISS. JONES est d'ailleurs partisan de l'action d'un stimulus d'inhibition dont la transmission en direction proximal $\rightarrow$ distal s'effectuerait à travers le cambium et/ou les tissus annexes (voir fig. 12).

JANSE (1925, 41) fait une revue d'ensemble sur la polarité dans la production des bourgeons et des racines. Il reprend l'idée de GOEBEL sur l'influence des « centres d'attraction » (Attraktions-Punkte : méristèmes, phellogènes, cals, etc.) et tente d'expliquer les phénomènes de polarité par une « basipetalen Impulsion » de substances nutritives. Cependant, il attire l'attention sur l'importance des caractères héréditaires et la présence de méristèmes accessoires.

HARTSEMA (1926, 37) décrit le phénomène bien connu de polarité sur les morceaux de feuille de *Begonia Rex* : localisation des bourgeons et des racines à l'extrémité proximale des morceaux de feuille. Ni la pesanteur, ni la force centrifuge ne modifient cette localisation. L'auteur montre que la rupture avec la plante est décisive pour la néoformation des bourgeons et qu'il faut donc admettre des corrélations entre la feuille et les sommets végétatifs, corrélations dont la modification libère la néoformation.

Dans sa monographie sur les boutures de feuilles, HAGEMANN (1931, 35) conclut : « Entscheidend für das Einsetzen der Regenerationsvorgänge ist die Unterbrechung des Zusammenhanges zwischen wachsenden Vegetationspunkt und Blatt. Eine physiologische Isolierung des Blattes ist seiner Abtrennung gleichzusetzen. Man muss daher korrelative Beziehungen zwischen Blatt und wachsendem Vegetationspunkt annehmen, deren Störung irgendwie die Regeneration auslöst.

» Die Auslösungsreize werden wahrscheinlich in den Hauptleitungsbahnen der Pflanze geleitet. »

KWASNIKOV (1937, 51) fait une étude importante de la production des bourgeons dans *Cichorium Intybus*.

Infirmant les résultats de SCHOUTEDEN-WERY, il montre que la Chicorée possède tout le long de la racine la propriété de former des bourgeons et qu'il n'y a donc pas de véritable polarité dans la néoformation des bourgeons.

Nous avons vu (p. 194) l'interprétation que nous tirons de la comparaison de ses expériences avec celles de SCHOUTEDEN-WERY.

Enfin FISCHNICH (1938, 32) reprend le problème de la production des bourgeons et des racines par les cals de *Populus nigra*, bien étudié par SIMON en 1908. Il arrive à modifier la polarité des rameaux (production de bourgeons au pôle apical, de racines au pôle basal) par application d'hétéroauxine à diverses concentrations. Une faible concentration d'hétéroauxine appliquée au pôle basal qui donne normalement des racines lui fait produire en outre des bourgeons. Une forte concentration d'hétéroauxine appliquée au pôle apical empêche le développement de bourgeons à cet endroit, mais lui fait produire des racines.

Ce résultat est assez contradictoire avec celui que nous avons obtenu chez *Begonia Rex* (expérience n° 28, p. 292). Il est regrettable que FISCHNICH n'ait pas fait une étude histologique du pôle apical après application d'hétéroauxine à forte concentration, car il se pourrait fort bien que des ébauches de bourgeons se fussent constituées et que leur développement eût été empêché.

Voyons maintenant le cas de corrélations entre le méristème terminal et les bourgeons préformés.

Nous ne citerons pas tous les travaux où les corrélations entre méristème terminal et bourgeons préformés sont étudiées. Cela nécessiterait un exposé

trop long sans grande utilité pour la mise au point du problème que nous voulons exposer ⁽¹⁾.

KUSTER (1904, 49) réalise une expérience particulièrement intéressante sur *Salix vitellina*. Soumettant des rameaux à l'action de la force centrifuge, il observe que quand la force centrifuge est dirigée en

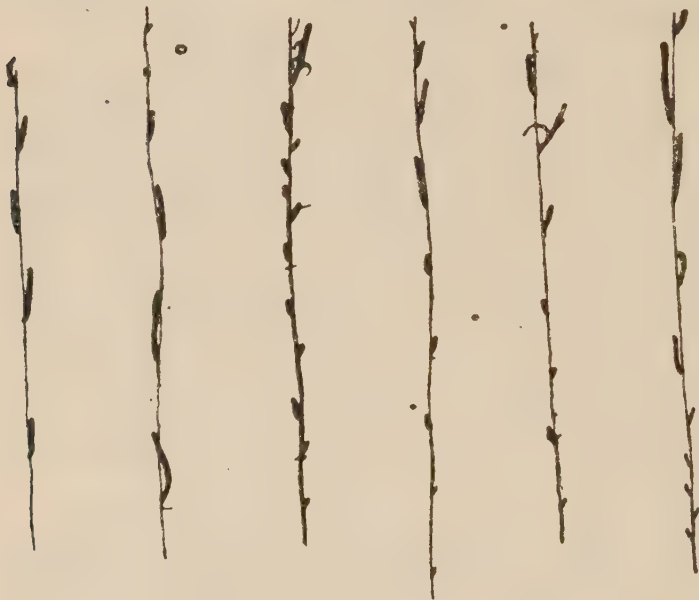


FIG. 13A. — Rameaux de *Salix vitellina* soumis à l'action de la force centrifuge (d'après Kuster, 1904).

La force centrifuge dirigée vers le sommet retarde le développement des bourgeons apicaux et permet le développement des bourgeons basaux.

direction apical-basal, les bourgeons de la base ne se développent pas, tandis que les bourgeons de l'apex se développent fortement. Quand la force centrifuge est appliquée en sens basal-apical, les bourgeons axil-

(1) Une revue partielle de la question vient d'être faite par FERMAN (1938, 31).

lares de l'apex ne se développent presque pas, tandis que les bourgeons de la base se développent (fig. 13). Cette expérience doit être rapprochée de celle de JONES (p. 14) et, comme nous le verrons dans le chapitre « discussion » (p. 317), revêt une importance capitale dans l'interprétation des corrélations d'inhibition.



FIG. 13B. — Rameaux de *Salix vitellina* soumis à l'action de la force centrifuge (d'après Kuster, 1904).

La force centrifuge dirigée vers la base a l'effet inverse.

ERRERA (1904, 30) conclut de ses expériences sur *Picea Excelsa* que le sommet méristématique exerce une action inhibitrice sur les rameaux latéraux.

MAC CALLUM (1905, 64) fait une série d'expériences bien conduites où il examine successivement les divers facteurs qui peuvent provoquer le développement des bourgeons axillaires. Il montre que chez

Phaseolus une insuffisance de nutrition n'empêche pas le développement des bourgeons axillaires. Il élimine également l'action de l'eau et du stimulus de blessure.

Nous ne pouvons malheureusement donner ici toutes les expériences réalisées par MAC CALLUM. Voici quelques-unes des plus suggestives :

Il recouvre de cire le sommet de la plante et les bourgeons axillaires supérieurs pour arrêter leur croissance. Les bourgeons axillaires des feuilles inférieures se développent. Après enlèvement de la cire, la pointe terminale continue son développement. Dans une autre expérience, il enlève tous les bourgeons axillaires supérieurs, mais laisse le sommet végétatif : les bourgeons axillaires inférieurs ne se développent pas. Il enlève le sommet végétatif : les bourgeons axillaires se développent. L'action du sommet est donc évidente.

Dans l'expérience suivante, il coupe le sommet méristématique et met les bourgeons axillaires supérieurs dans une atmosphère de H_2 : les bourgeons axillaires inférieurs se développent. Il supprime l'action de H_2 : les bourgeons axillaires supérieurs se développent. Les bourgeons axillaires inférieurs en voie de développement ne sont donc pas capables d'inhiber le développement des bourgeons axillaires situés au-dessus d'eux, tandis que des bourgeons axillaires supérieurs en voie de développement inhibent le développement des bourgeons axillaires inférieurs.

Le même fait est mis en évidence de la façon suivante : le milieu de la tige est placé dans une atmosphère humide, tandis que les deux extrémités sont mises dans l'air sec. Les bourgeons axillaires se développent dans l'atmosphère humide, mais pas dans

l'air sec. Tout le rameau est ensuite mis dans une atmosphère humide : les bourgeons de l'extrémité apicale se développent, mais ceux de l'extrémité basale ne se développent pas.

L'auteur conclut que l'action inhibitrice peut s'exercer en sens apical-basal, mais non en sens inverse.

De son remarquable travail MAC CALLUM conclut : « The problem to be solved in regeneration seems to be not so much the growth of parts following a removal (the causes here are those that induce growth everywhere), but the cause of non-development in the normal life of the plant ».

MOGK (1913, 68, cité d'après FERMANN 1938, 31) conclut de son étude sur les corrélations entre bourgeons que la nutrition ne joue pas un rôle important. Les bourgeons inhibés par corrélations auraient plutôt perdu leur capacité (comment ? - N.D.A.) d'assimiler des substances nutritives dont ils peuvent disposer.

LOEB (1915-1920), dans ses expériences sur le développement des bourgeons marginaux des feuilles, explique d'abord (1915, 58) l'action inhibitrice du sommet par l'utilisation des substances nutritives par les bourgeons en voie de croissance. Ensuite (1917, 59), il fait intervenir l'utilisation d'une hormone formatrice de bourgeons, à laquelle il ajoute (1917, 60) l'action d'une substance inhibitrice produite par le bourgeon terminal. Mais, finalement (1920, 61), il en revient à l'hypothèse des centres d'attraction de GOEBEL (p. 188).

APPLEMAN (1918, 2) trouve que les bourgeons préformés du tubercule de pomme de terre ne se déve-

loppent qu'après interruption du contact avec le bourgeon terminal.

CHILD (1919, 18) provoque le développement des bourgeons axillaires chez *Bryophyllum* en entourant le pétiole d'un manchon d'eau à 2 ou 3° C. Il interprète ce résultat comme mettant en évidence l'action inhibitrice du sommet, puisque cette basse température n'a pas empêché la translocation des substances nutritives et autres de la feuille dans la tige. Il pense aussi que l'expérience montre que la translocation de l'action inhibitrice dépend de l'activité métabolique du protoplasme et ne consiste pas en transport purement physique de substances.

Sur *Bryophyllum Calycinum*, REED (1923, 83) arrive à des conclusions différentes de celles de LOEB. Il conclut qu'il n'y a ni action inhibitrice du sommet, ni absence de substances formatrices dans les bourgeons dormants, mais que le développement des méristèmes des feuilles est dû à un changement dans le métabolisme des tissus qui entourent les bourgeons. Il obtient le développement de bourgeons sur des feuilles non isolées de la plante en mettant ces feuilles au contact de sable humide, en les immergeant dans l'eau, en mettant les plantes à l'obscurité pendant deux semaines. Il émet l'idée que des troubles physico-chimiques du protoplasme peuvent provoquer le réveil des bourgeons dormants.

DOSTAL (1926, 25) fait une étude très sérieuse sur l'inhibition des bourgeons. Il montre que chez *Scrophularia nodosa* une feuille peut inhiber le développement de son bourgeon axillaire, mais que l'inhibition exercée par l'apex est beaucoup plus forte.

OSSENBECK (1927, 71) critique aussi le travail de LOEB. Comme REED, il montre que le développement

des bourgeons marginaux des feuilles peut être provoqué par suppression du contact avec les points végétatifs de la tige par une action soit mécanique, soit physiologique, durable ou momentanée.

Le développement des bourgeons marginaux peut être provoqué en gelant les racines de la plante. Il est également intéressant de signaler que les racines de *Bryophyllum* peuvent former des bourgeons adventifs.

Dans la question des corrélations d'inhibition, SNOW (1925-1938) fournit une des contributions les plus importantes. Dès 1925 (90), il montre que chez *Phaseolus*, l'action inhibitrice du sommet peut passer d'une moitié d'épicotyle de *Phaseolus* à l'autre moitié simplement maintenue contre elle par des liens (fig. 14). Ce résultat semblerait indiquer que l'action inhibitrice s'exerce par l'intermédiaire d'une substance pouvant franchir le film d'eau qui existe entre les deux portions d'épicotyle pressées l'une contre l'autre. Cependant, il est important de noter que l'inhibition ne franchit pas une zone de tissus d'épicotyle tués par un jet de vapeur.

En 1929 (91), il trouve que chez *Pisum Sativum*, l'action inhibitrice est exercée par les jeunes feuilles du sommet; l'apex et les plus jeunes primordia de feuilles n'ont pas d'action inhibitrice appréciable. Il obtient des résultats semblables sur *Vicia Faba* et *Phaseolus Multiflorus*.

La même année (92), il conclut d'expériences sur *Phaseolus* que l'inhibition peut traverser un morceau de tige tué. Il semblerait donc que l'inhibition s'exerce par l'intermédiaire d'une substance. L'expérience n'indique cependant pas par quels tissus cette inhibition se transmet dans la plante normale. Nous

verrons d'ailleurs dans la discussion générale que cette expérience n'a pas toute la signification que SNOW lui attribue.

KAKESITA (1930, 43) conclut de son travail sur *Bryophyllum calycinum* que le fait d'enlever la

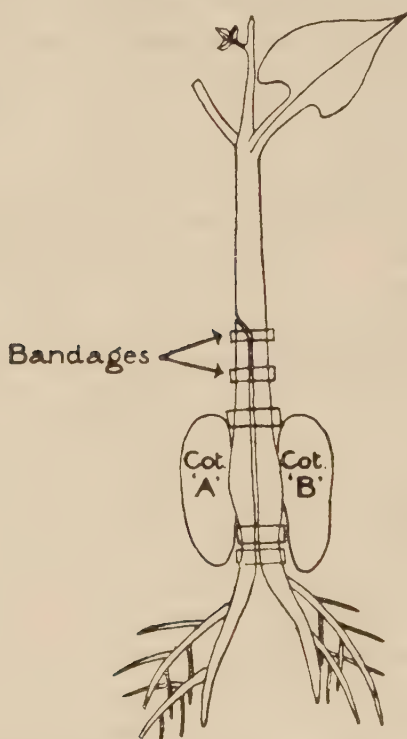


FIG. 14. — Deux moitiés d'épicotyle de *Phaseolus* sont serrées l'une contre l'autre au moyen de liens. L'action inhibitrice peut passer de l'une à l'autre (d'après Snow, 1925).

feuille de la plante produit des modifications dans son métabolisme. Il trouve une diminution dans l'émission de CO_2 par suite de l'enlèvement de la feuille de la plante. Faisons remarquer que l'auteur étudie la respiration de toute la feuille, alors que pour avoir

des indications sur le métabolisme de bourgeons qui viennent d'entrer en croissance, il aurait dû étudier le métabolisme des tissus situés dans les dents des feuilles. Nous verrons dans le chapitre IV, consacré à l'étude du métabolisme, que s'il avait opéré comme nous l'indiquons, KAKESITA aurait vraisemblablement observé une augmentation de ce métabolisme.

En 1931 (93), SNOW, sur *Pisum Sativum*, provoque le développement des bourgeons cotylédonaire par décapitation de l'épicotyle. Il obtient ainsi une « two shoots plant ». Il enlève toutes les feuilles d'un de ces bourgeons et il observe que cette plante cesse de croître et meurt rapidement. S'il enlève toutes les feuilles des deux bourgeons au fur et à mesure qu'elles apparaissent, les deux bourgeons continuent leur croissance indéfiniment. SNOW conclut que l'action inhibitrice exercée par le bourgeon gardant ses feuilles peut inhiber et même tuer le bourgeon dont on a enlevé les feuilles. Cependant cette expérience ne nous semble pas à l'abri de toute critique. Il se pourrait, en effet, que le bourgeon avec feuilles détournât à son profit l'eau et les substances absorbées par les racines, provoquant ainsi finalement la mort de l'autre bourgeon.

MEHRlich (1931, 66) fait une bonne analyse des quatre théories habituellement utilisées pour interpréter le développement des bourgeons marginaux des feuilles de *Bryophyllum* : substances formatrices, substances inhibitrices, nutrition et respiration anaérobie. Il montre que le développement des bourgeons marginaux a été obtenu de quatorze façons différentes, sans suppression de l'action inhibitrice du méristème terminal : par immersion de la feuille dans l'eau; incision de la nervure principale; mise

de la plante à l'obscurité; inoculation de crown gall; contact avec sable humide; trempage de la feuille dans un bain chaud; atmosphère de H_2 pendant quarante-huit heures; injection de substances chimiques; action de l'éther; action prolongée de la saturation du sol par de l'eau; sécheresse excessive du sol; annélation de la tige; étranglement de la tige par un anneau de fil; inoculation de jus de tissu.

Devant la diversité des moyens utilisés pour arriver au même résultat, l'auteur conclut (p. 135): « Indeed, a more favorable approach to a valid explanation of proliferation in many cases seems to be an analysis of factors which limit activation under natural conditions. Especially does this appear to be advisable when it is recalled that such contrasting factors as constant light or constant darkness, drought or excessively high humidity produce the same end result ».

Il attire fortement l'attention sur « l'activation » des bourgeons dormants et sur trois facteurs qu'il considère comme importants :

1° Les changements de pression osmotique;

2° Les changements dans la constitution chimique des feuilles : de très vieilles feuilles ne prolifèrent pas; de très jeunes feuilles prolifèrent beaucoup moins que des feuilles d'âge moyen;

3° L'accroissement dans l'activité des enzymes d'hydrolyse : il y a augmentation des carbohydrases (maltase, sucrase, dextrinase) au cours du développement des bourgeons.

HARIG (1931, 36) obtient le développement des bourgeons marginaux des feuilles de *Bryophyllum* non isolées de la plante par bain chaud, injection de HCN, chloroforme et glutathion. Par contre, les éma-

nations du radium empêchent le développement de ces bourgeons ainsi que celui des feuilles de *Cardamine pratensis*.

La même année VEGIS (1931, 107) montre qu'un bain chaud de 40 à 50° C. de très courte durée interrompt la période de sommeil des bourgeons hibernant de *Hydrocharis Morsus Ranae* L. Il pense que ce ne sont pas les conditions anaérobiques du bain chaud qui provoquent ce réveil.

SNOW (1932, 94) essaie de répondre à l'objection d'après laquelle l'action inhibitrice des jeunes feuilles en voie de croissance capable d'inhiber le développement des bourgeons axillaires devrait également inhiber la croissance du bourgeon terminal. Il nous semble que son interprétation d'après laquelle l'apex serait protégé contre l'action inhibitrice par le « cambial stimulus » et autre « growth promoting influence » venant de leur propre feuille en croissance est assez hasardeuse. Il est obligé de donner cette interprétation à la suite de son expérience sur les « two shoot plants » de *Pisum* (1931). Or, nous avons vu que cette expérience est loin d'être à l'abri de toute critique (p. 205).

Nous pensons que l'interprétation des faits est beaucoup plus normale si l'on admet, comme les expériences semblent le démontrer, que l'action inhibitrice est transmise polairement du sommet vers la base. On peut d'ailleurs aussi formuler l'hypothèse que les substances inhibitrices ne peuvent atteindre le méristème terminal parce que ce dernier n'est pas complètement raccordé au système conducteur de la plante.

En 1933-1934 (100-101), THIMANN et SKOOG font une série d'expériences qui ont joué un grand rôle dans

l'interprétation des phénomènes d'inhibition. En premier lieu, ils montrent que chez *Vicia Faba* les bourgeons terminaux produisent de l'auxine, tandis que les bourgeons axillaires n'en donnent pas, mais que ces bourgeons axillaires en donnent aussitôt après leur développement.

En second lieu, ils appliquent sur le sommet décapité de *Vicia Faba* des blocs d'agar contenant de l'auxine, et ils obtiennent une inhibition des bourgeons axillaires comparable à celle exercée par le bourgeon terminal.

Ils concluent de cette expérience que l'auxine est la substance active dans les corrélations d'inhibition. Nous reviendrons sur cette expérience importante dans le chapitre réservé à la discussion. Faisons cependant observer, dès maintenant, que les concentrations d'auxine utilisées étaient plusieurs fois supérieures à celles qu'on trouve dans la plante.

LAIBACH (1933, 52) montre que des pollinides d'orchidées appliquées sur l'épicotyle décapité de *Vicia Faba* inhibent le développement des bourgeons cotylédonaire. Comme il observe un épaississement de la tige au point d'application des substances de croissance, il en conclut que l'action inhibitrice des pollinides est secondaire et est due directement aux phénomènes de croissance que les pollinides provoquent dans la tige.

UHROVA (1934, 106) enlève les deux feuilles au même nœud de *Bryophyllum*. Une de ces feuilles est remise en contact avec son pétiole par l'intermédiaire d'une mince plaque d'agar; cette feuille exerce la même action inhibitrice sur son bourgeon axillaire que si elle n'avait pas été enlevée de la plante. Le même résultat est obtenu en plaçant la feuille sur un

bloc d'agar, puis le bloc d'agar sur le pétiole. Enfin, l'application d'un bloc d'agar sur lequel ont séjourné des bourgeons de *Syringua Vulgaris*, des sommets de coléoptiles d'*Avena* et *Zea* et des sommets florifères de *Bellis Perennis* inhibe aussi le développement des bourgeons axillaires.

L'auteur conclut que le bourgeon axillaire de *Bryophyllum* est inhibé par des substances de croissance produites par la feuille. Nous verrons que nous avons obtenu un résultat différent chez *Begonia Rex* (voir expérience 2).

MORELAND (1934, 69), sur *Phaseolus vulgaris*, trouve que : 1° les feuilles en croissance ont une influence inhibitrice accentuée; 2° l'interruption du phloème arrête l'inhibition; 3° l'action d'un bain d'eau chaude ou d'une solution de thiourea à 3 % ne provoque pas le développement des bourgeons cotylédonaire.

L'auteur pense que le développement des bourgeons cotylédonaire, quand on supprime l'apex, peut être expliqué par la fourniture de substances (azotées ?) à ces bourgeons.

MULLER (1935, 70) produit une action inhibitrice sur le développement des bourgeons axillaires de *Vicia Faba* par l'application sur le sommet de la tige décapitée de lanoline contenant des pollinides d'orchidée ou des extraits d'urine. L'étude anatomique montre que cette application provoque de nombreuses divisions cellulaires.

SNOW (1935, 95) réussit à activer la croissance du cambium chez le tournesol par application de solutions d'hétéroauxine (10^{-6}) et d'auxine α (2×10^{-6}) sur le sommet décapité (fig. 15). Il en conclut que chez la plante, l'auxine α , qui provoque l'élongation des cellules, active aussi la croissance du cambium.

ELMER (1936, 29) montre qu'une substance volatile normalement produite (éthylène ?) par les pommes provoque des phénomènes bien étranges sur les bourgeons de pomme de terre : la croissance radiale est anormalement exagérée, — la croissance apicale est inhibée, — il y a épinastie accentuée des

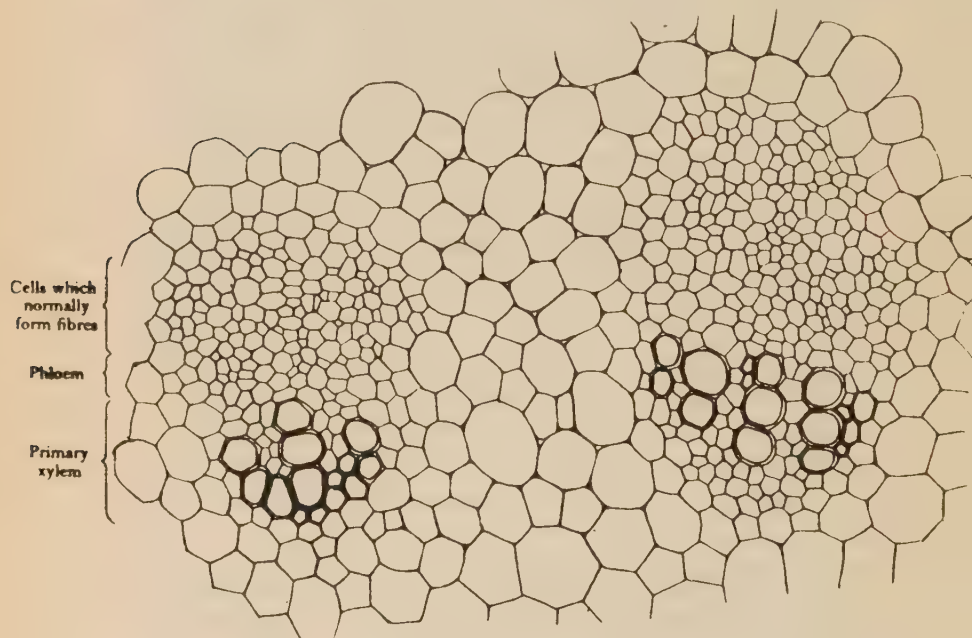


FIG. 15A. — Plante témoin : cambium peu développé.

feuilles (voir fig. 16). La respiration et l'activité des catalases sont pratiquement doublées, l'activité des oxydases est augmentée. Il est difficile à l'heure actuelle de donner une interprétation de ces faits.

LE FANC (1936, 56) applique des solutions d'hétéroauxine à la base de boutures d'un seul nœud de *Pisum Sativum* et constate l'inhibition des bourgeons axillaires. L'auteur trouve aussi que la croissance de l'entre-nœud est accélérée quand de l'hétéroauxine

dans de la lanoline est placée au sommet, et retardée quand cette pâte est mise à la base. La croissance du bourgeon axillaire est inhibée par de l'hétéroauxine dans de la gélatine appliquée à l'extrémité de la tige au-dessus du bourgeon, mais également quand l'ap-

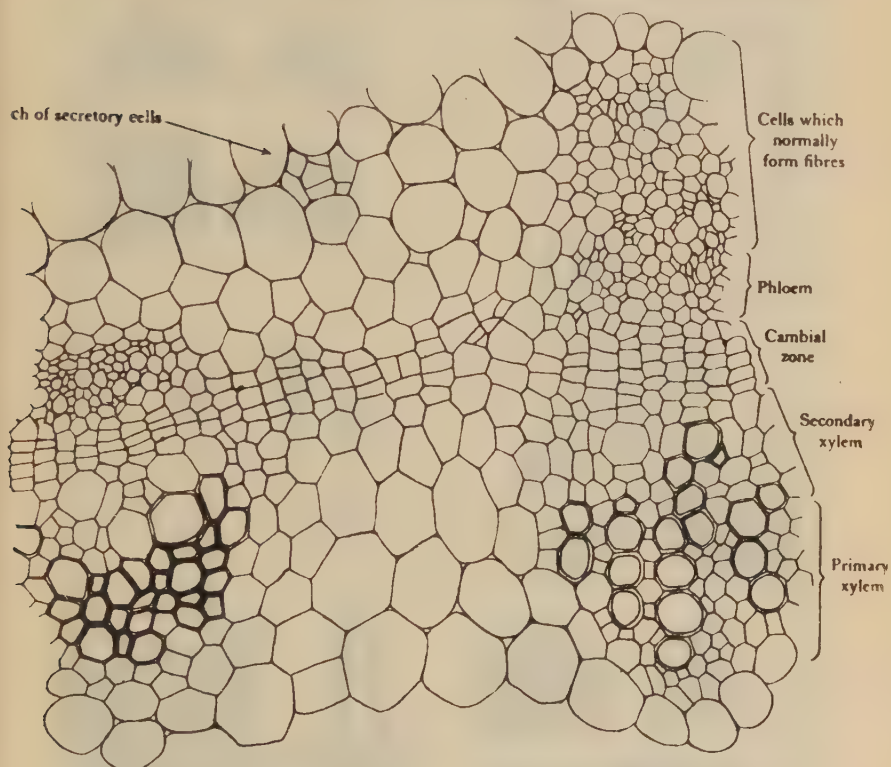


FIG. 15B. — Plante avec auxine. Section au même niveau que A : cambium bien développé (d'après Snow, 1935).

plication est faite à l'extrémité de la tige au-dessous du bourgeon.

L'auteur conclut que l'inhibition des bourgeons latéraux n'est pas due directement à l'auxine, mais à un autre phénomène auquel l'auxine donne naissance. Elle ne précise pas la nature de ce phénomène.

DOSTAL (1937, 26) analyse les rapports entre l'action inhibitrice de l'hétéroauxine et les corrélations d'inhibition naturelles. Il trouve que l'inhibition arti-



14. 16 - Action d'un gaz émis par les pommes sur la croissance de la pomme de terre (d'après Elmer, 1936).

A. Bourgeons normaux de tubercules confinés 14 jours avec du cidre. — B. Bourgeons anormaux de tubercules confinés 14 jours avec un extrait de pulpe de pommes. — C. Bourgeons anormaux de tubercules confinés 14 jours avec des pommes. — D. Bourgeons normaux de l'expérience témoin.

ficielle au moyen d'acide 3 B indol-acétique est diminuée par la production d'une phytohormone spéciale dans les cotylédons des Papilionacées et les feuilles de *Scrophularia nodosa*, phytohormone qui règle les corrélations entre la feuille et son bourgeon axillaire. Il trouve, en outre, que l'action de l'hétéroauxine est différente selon le nœud où on l'applique : activation pour les bourgeons des nœuds supérieurs, inhibition pour les bourgeons des nœuds inférieurs chez *Scrophularia*.

En 1937, 27, il montre que l'action de l'hétéroauxine sur l'inhibition n'est pas aussi simple que le pensaient THIMANN et SKOOG.

Cette action ne s'exerce pas seulement dans les corrélations d'inhibitions, elle se manifeste aussi dans la morphogénèse des bourgeons (voir chapitre V).

BOUILLENNE (1937, 15) explique l'action de l'auxine tantôt comme facteur d'élongation, tantôt comme facteur d'inhibition par les effets différents des concentrations de l'auxine. Car, si à de faibles concentrations, l'auxine « entre comme un chaînon indispensable dans le processus total d'élongation », à de fortes concentrations (non biologiques) elle agirait comme activant du métabolisme et des mitoses cellulaires. Il en résulte, dans cette dernière condition, que les cellules « activées » ne pouvant passer de la phase méristématique à la phase d'élongation, les bourgeons sur lesquels on fait agir de fortes concentrations d'auxine ne peuvent s'allonger.

THIMANN (1937, 103) confirme sur *Pisum* ses expériences antérieures réalisées avec SKOOG. L'inhibition des bourgeons latéraux n'est pas accompagnée par l'augmentation en poids d'une autre région et constitue une diminution réelle du poids sec. En outre, l'application d'auxine dans de la lanoline, directement

sur les bourgeons, inhibe également leur développement. Malheureusement, il n'y a pas de données histologiques permettant de contrôler si l'auxine n'a pas d'action sur les divisions cellulaires de la tige.

VEGIS (1937, 108) provoque le réveil des bourgeons dormants par application d'hétéroauxine.

SNOW (1937, 96) confirme les résultats de LE FANU (1936, 56). Il montre que l'action inhibitrice du méristème terminal peut s'exercer de bas en haut. Il pense que l'auxine ne joue qu'un rôle indirect dans les phénomènes de corrélation d'inhibition, en « protégeant » les organes qui produisent de l'auxine contre un facteur d'inhibition d'origine encore inconnue.

En 1938 (97), il confirme ce résultat pour l'élongation des entre-nœuds.

GUTHRIE (1938, 34) provoque le développement des bourgeons dormants de la Pomme de terre par une substance qu'il pense être le thiocyanohydrure d'éthylène et le carbylamide d'éthylène. Par contre, l'hétéroauxine inhibe le bourgeonnement des bourgeons non dormants.

ALBAUM (1938, 1) met en évidence l'action inhibitrice de l'apex du prothalle de Fougère. Une zone de cellules mortes interrompt cette inhibition. Il pense que l'apex joue le rôle des « centres d'attraction » de GOEBEL. Les substances nécessaires à la croissance pourraient ou bien provoquer le développement du méristème, qui à son tour produirait de l'auxine capable d'inhiber les autres parties du prothalle; ou bien il y aurait à ces endroits accumulation de substances augmentant la quantité d'hormone de croissance et celles-ci provoqueraient les divisions cellulaires.

BENNETT et SKOOG (1938, 5) réveillent les bourgeons dormants de Poire, Pomme et Pêche en faisant passer

par la surface de coupure des solutions de tryptophane, d'hétéroauxine et d'extraits de levure. Le meilleur résultat est obtenu par injection d'extraits de levure (fig. 17).



FIG. 17. — Développement considérable des bourgeons par injection d'extrait de levure. A gauche, le témoin; à droite, la plante traitée (d'après Bennett et Skoog, 1938).

Enfin, FERMAN (1935, 31) vient de publier un important travail sur le rôle de l'auxine dans l'inhibition corrélatrice des bourgeons. L'auteur conclut de nombreuses expériences bien faites, que l'inhibition

est due à l'attraction par le sommet en voie de croissance d'un « précurseur » de l'auxine. Ce précurseur serait transformé dans le méristème en auxine et provoquerait la croissance. Il passerait, par translocation principalement, aux endroits où l'auxine est produite le plus intensément. Il suffirait donc qu'au départ un endroit (le méristème terminal, par exemple) produise un peu plus d'auxine pour qu'il attire toute la quantité de précurseur disponible et que les autres endroits (bourgeons axillaires) en soient privés, ne puissent donc pas former d'auxine et ne puissent donc pas grandir.

A la fin de cette revue, nous en revenons à l'ancienne théorie des « centres d'attraction » de GOEBEL, où l'attraction des substances nutritives est remplacée par l'attraction d'un hypothétique précurseur de l'auxine. Nous reparlerons plus longuement de l'important travail de FERMANN lors de la discussion des résultats.

Cet aperçu des principales recherches sur les corrélations d'inhibition nous permet de tirer les conclusions suivantes :

1° Les recherches sur les corrélations d'inhibition dans le cas des néoformations sont peu nombreuses et peu importantes. Presque tous les travaux ont trait aux bourgeons préformés.

2° Toutes les théories peuvent se ramener à deux grands schémas :

a) Utilisation par les parties en voie de croissance de substances qui ne peuvent plus être utilisées par les parties inhibées (GOEBEL, 1902; FERMANN, 1938).

b) Action inhibitrice positive des régions en voie de croissance, soit par émission de substances inhibi-

trices, soit par transmission d'une sorte de stimulus.

3° L'inhibition des régions en voie de croissance peut être abolie par deux moyens :

a) Suppression des connections entre les régions inhibitrices et les régions inhibées.

b) Activation des régions inhibées.

4° L'inhibition se transmet dans la majorité des cas de façon polaire, du sommet vers la base de la plante.

5° La manière dont s'exercent les corrélations d'inhibition est encore fort discutée aujourd'hui. Il y a tendance (MORELAND, ALBAUM, FERMANN) à revenir à l'idée des centres d'attraction de GOEBEL.

Nous attendrons d'avoir fait l'exposé de nos expériences pour discuter la valeur des diverses théories en rapport avec les résultats que nous avons obtenus.

3. La morphogénèse.

L'étude anatomique de l'apparition des bourgeons est faite depuis longtemps.

Les détails histologiques sur la production des bourgeons à partir des cellules épidermiques de *Begonia Rex* sont déjà bien décrits dans les travaux de REGEL (1876, 84) et de VOCHTING (1878, 109).

Nous avons vu dans l'introduction que les bourgeons peuvent provenir de tissus variés, sur tous les organes du végétal. Nous ne reprendrons pas un à un tous les cas connus de néoformation; l'énumération en serait fastidieuse. Nous nous contenterons de signaler les principales revues d'ensemble de la question, où le lecteur trouvera une bibliographie abondante.

En 1887 paraît la très importante monographie de BEYERINCK (6, 146 pages) sur la production des bourgeons par les racines. PRIESTLEY et SWINGLE (1929, 82) écrivent très justement à ce sujet : « BEYERINCK's comprehensive monograph contains most of the known facts as to the distribution of root buds, to which very little could be added as the result of more recent work ».

LINDEMUTH (1903, 57) fait la première monographie sur le sujet qui nous intéresse plus spécialement dans cet ouvrage : la néoformation des bourgeons par les feuilles. Il trouve (sur des dicotylées presque exclusivement) qu'environ la moitié des feuilles expérimentées ne donnent rien, que l'autre moitié donnent des racines et qu'un très faible pourcentage (moins de 5 %) peut donner des bourgeons. Nous verrons qu'une étude plus complète de HAGEMANN (1931, 35) élève ce pourcentage à plus de 25 %.

KUSTER (1903, 49) signale une série de cas de néoformation sur des hypocotyles et des cotylédons. Par le grand nombre de plantes renseignées, ce travail peut être utile dans la recherche d'un matériel pour expériences.

KUPPER (1906, 48) fait une belle étude sur la faculté des frondes de Fougères de donner des bourgeons. Dans de nombreux cas, les bourgeons apparaissent à la pointe de la feuille (fig. 18). Ceci soulève un problème intéressant. En effet, à de rares exceptions près, qui mériteraient d'être étudiées attentivement, les Monocotylées et les Dicotylées forment leurs bourgeons à la base de la feuille (« polarité »). Les causes de cette différence de comportement sont-elles d'ordre anatomique ou physiologique ? Comment s'exercent, dans les frondes de fougères, les corréla-

tions d'inhibition entre la fronde et la plante ? Nous pensons que cette localisation des bourgeons pourrait être en rapport avec le fait que la croissance apicale des frondes de fougères se poursuit pendant longtemps.

HARTSEMA (1926, 37) fait une étude anatomo-physiologique sérieuse sur les phénomènes de néoformation de bourgeons et de racines chez *Begonia Rex*.



FIG. 18. — Feuille d'*Aspidium Krugii* donnant un bourgeon à son extrémité apicale (d'après Kupper, 1906).

C'est jusqu'aujourd'hui le travail le plus considérable qui ait été réalisé dans ce domaine sur cette plante.

Comme la majorité de nos expériences ont été réalisées sur *Begonia Rex* également et qu'ultérieurement, à notre connaissance, on n'a plus réalisé d'expériences suivies sur cette plante, nous avons pensé intéressant de donner *in extenso* le résumé de l'ouvrage de HARTSEMA. Il constitue en quelque sorte une mise au point de la question sur *Begonia Rex*, au moment où nous avons commencé nos expériences sur cette plante.

ZUSAMMENFASSUNG.

Die meisten Untersuchungen wurden angestellt mit einer grünen Varietät der *Begonia Rex*.

Die Adventivsprosse gehen aus Zellhöckern hervor, wel-

che von einzelnen Epidermiszellen der Blattober- oder -unterseite mittels starker Teilungen innerhalb der ursprünglichen Zellwand — *Furchung* — gebildet werden.

Die Adventivwurzeln entstehen aus in der Nähe der Xylem-Phloemgrenze eines Gefäßbündels gelegenen Parenchymzellen (*Perizykelzellen* nach van Tieghem).

Zur Einleitung der ersten Teilung einer ausgewachsenen Zelle trat eine starke Plasmaströmung auf, begleitet von einer Kernwanderung, von Plasmasträngen- und -bänderbildung und Vergrößerung der Plasmamenge.

Beim Entstehen eines sekundären Meristems zeigen sich im allgemeinen dieselben Aenderungen (in umgekehrter Reihenfolge), wie bei der Entstehung ausgewachsener Zellen aus einem primären Meristemgewebe.

Eine Vacuolenteilung durch das Auftreten von Plasmasträngen konnte nicht festgestellt werden.

In der Zellmitte tritt indirekte Kernteilung auf.

Die Knospen und Wurzeln entstehen oberhalb der Schnittwunde am basalen Ende des durchschnittenen Nerven: *Polarität*.

An der Pflanze trat Adventivknospenbildung viel weniger leicht ein als Wurzelbildung.

Die Knospen entwickelten sich vorzugsweise an der morphologischen Blattoberseite, auch wenn das Blatt umgekehrt ausgelegt worden war.

Nur an abgetrennten Blättern treten im Stielpunkt Knospen auf, deren Entstehung weder durch Förderung der Nährstoffableitung noch durch Zufuhrhemmung beseitigt werden konnte.

Die Adventivwurzelanlagen stehen in Zusammenhang mit der ringförmigen Verbreitung der Leitbündel im Blattnerven.

Die Adventivwurzeln können bei genügender Feuchtigkeit an beiden Seiten des Blattes austreten.

Die Polarität konnte weder von der Schwerkraft noch von der Zentrifugalkraft beeinflusst werden.

Der Einfluss der Verwundung kann getrennt werden in *Wundreiz* (wodurch die an die Wunde grenzenden Zellen sich teilen) und *Teilungsreiz des Phloems* (wodurch die an den Siebteil eines Leitbündels angrenzenden Parenchym-

zellen in einiger Entfernung von der Wunde sich teilen). Diesen Teilungsreiz im Phloem kann man auch auf einen im Phloem nur in apikaler Richtung geleiteten Wundreiz zurückführen.

Wenn nur die unteren Leitbündel eines Blattnerven durchschnitten wurden, so entstand im unverwundeten Kollenchym eine Gefäßbündelbrücke; dennoch traten Adventivwurzeln und Knospen auf.

Oberhalb der Schnittwunde zeigte sich keine Stärkeanhäufung; diese kann somit nicht als Neubildungsursache betrachtet werden.

En 1929 (105), TWELE fait une monographie sur les néoformations par les racines. Il étudie 204 espèces et trouve que 18 ne donnent que des racines, 28 ne donnent que des bourgeons, 91 donnent des bourgeons et des racines, 67 ne donnent rien.

La grande utilité d'un travail semblable est de faciliter considérablement le choix du matériel d'expérience.

PRIESTLEY et SWINGLE (1929, 82) apportent une des plus importantes contributions au problème des différenciations organogéniques. Après une analyse critique de la plupart des faits connus à ce moment et l'exposé de nombreuses expériences personnelles, les auteurs arrivent à la conclusion générale que c'est la position de la cellule dans l'ensemble de l'organisme qui détermine ce dont elle sera capable : « Potentially any cell is capable of meristematic growth and may produce any cell organization characteristic of the species : practically, however, its possibilities are definitely limited by its position in a complex organization ».

Une fois de plus, ces auteurs mettent l'accent sur l'importance des corrélations dans les phénomènes de différenciation organogénique.

En 1931 (35), HAGEMANN publie la monographie la plus importante qui ait été faite sur la production des bourgeons par les feuilles. L'auteur fait une revue particulièrement complète de la littérature sur le sujet. Il donne les capacités de néoformation de bourgeons et de racines pour 1.204 espèces différentes.

Cette étude constitue un outil indispensable pour tous ceux qui veulent entreprendre l'étude de la néoformation des bourgeons et des racines sur les feuilles.

Le résultat global se résume dans le tableau suivant :

	Pas de néo- formations.	Seulement des racines.	Seulement des bourgeons.	Racines et bourgeons.
Gymnospermes .	15	6	—	—
Monocotylées . .	110	4	2	25
Dicotylées . . .	264	491	23	264

Ce tableau montre que les cas de bouture ne donnant que des bourgeons sont très rares, tandis qu'il y a beaucoup de feuilles produisant seulement des racines. On voit, en outre, que la faculté de néoformation est beaucoup plus répandue chez les Dicotylées que chez les Monocotylées.

Il est à souhaiter que l'étude sur les gymnospermes soit poursuivie et complétée par un travail analogue chez les ptéridophytes. Nous pensons qu'une recherche d'ensemble effectuée sur le plus grand nombre d'espèces possible montrerait des relations extrêmement intéressantes entre la faculté de néoformation et la classification systématique (voir à ce sujet l'expérience n° 14, p. 262).

MILLOT (1931, 67) publie un traité de vulgarisation scientifique : *Cicatrisation et Régénération*. Les exemples choisis par l'auteur et les théories proposées sont presque exclusivement d'ordre zoologique. Ce travail, très documenté, constitue cependant pour le botaniste une aide précieuse en l'informant des faits les plus importants de la « régénération » chez les animaux.

KRENKE (1933, 46) publie un monumental traité sur les problèmes de la morphogénèse chez les végétaux. Il est impossible de résumer ici un travail de cette importance qui constitue la mise au point la plus complète que nous connaissions de la question de la morphogénèse.

La traduction française de cet ouvrage (traduit du russe en allemand par N. BUSCH et O. MORITZ) constituerait à elle seule une contribution importante à l'avancement de l'étude générale des problèmes de morphogénèse chez les végétaux.

Dans un ouvrage de vulgarisation sur la propagation végétative des plantes, CHOUARD (1934, 19) signale de nombreux faits intéressants. Il tire de ce travail les conclusions générales suivantes (p. 41) : « La production des bourgeons a fait l'objet de nombreuses hypothèses. Il semble que la modification du milieu interne, surtout l'accumulation de matériaux nutritifs, est un des principaux facteurs du déclenchement des mitoses, et que le sens des courants d'eau et de sève joue un rôle important dans la polarité que prennent de très bonne heure les tissus en bourgeonnement. » Nous verrons que nos expériences sur *Begonia Rex* nous permettent d'affirmer, au contraire, que les conditions de nutrition ne jouent qu'un rôle secondaire dans la néoformation des bourgeons.

WENT et THIMANN (1937, 113) publient une importante monographie sur les phytohormones végétales. Dans cet excellent ouvrage, indispensable pour tous ceux qui s'intéressent à ce problème, ils ne se contentent pas d'étudier les actions devenues classiques des auxines sur l'élongation des cellules et sur les tropismes. Ils analysent aussi leur action sur la production des racines, l'inhibition des bourgeons, la division cellulaire, la formation des cals. Comme pour le travail de KRENKE, il est impossible de résumer ce livre, composé lui-même en majeure partie de résumés d'autres recherches. La partie consacrée au problème de la différenciation des bourgeons et des racines est d'ailleurs très limitée. Signalons simplement qu'ils reprennent la vieille théorie des « substances formatrices » de SACHS et attribuent à l'action combinée de ces substances hypothétiques et de l'auxine les phénomènes de formation de bourgeons et de racines, ainsi que la localisation de ces formations (polarité).

*
* *

Les diverses hypothèses qui essaient d'expliquer la morphogénèse des bourgeons de néoformation peuvent se ramener à deux schémas :

1. Une cellule différenciée possède à l'état latent la potentialité de donner d'autres structures. Si cette potentialité est totale, elle pourra donner n'importe quel tissu végétal, comme l'œuf dont elle dérive. Si cette potentialité est partielle, elle ne pourra donner qu'une certaine catégorie de structures. Pour mettre cette potentialité latente en évidence, il suffira de modifier les corrélations de cette cellule avec les autres tissus de la plante.

Dans cette théorie, l'accent est donc mis sur les caractères internes de la cellule ou d'un tissu. Ces

caractères peuvent être plus ou moins cachés par les rapports de ces cellules avec l'ensemble de l'organisme (corrélations d'inhibition, nutrition, eau, enzymes, etc.). Cependant, pour la constitution de méristèmes à partir de cellules différenciées, ce sont les caractères dont cette cellule a hérités lors de la différenciation à partir du méristème terminal, qui détermineront ce dont elle sera capable. Les facteurs externes à la cellule (facteurs extérieurs à l'organisme ainsi que les corrélations internes) ne joueraient que le rôle de facteurs limitants.

2. Dans la deuxième théorie, au contraire, on suppose que les divisions d'une cellule différenciée sont orientées par un apport de substances synthétisées dans d'autres parties de la plante. Ces substances agiraient, en quelque sorte, comme les organisateurs animaux. Selon que ces substances sont formatrices de tiges ou de racines, les cellules sur lesquelles agiraient ces substances donneraient des méristèmes de tiges ou de racines. Cette théorie est généralement connue sous le nom de « théorie des substances formatrices ».

Cette théorie date de 1892 et a été émise par SACHS (85). Observant que des boutures de feuilles de *Begonia* venant de plantes en fleurs forment des bourgeons qui donnent des fleurs directement, alors que des boutures venant de plantes ne portant pas de fleurs produisent des bourgeons végétatifs, SACHS conclut qu'il existe dans les feuilles de plantes en fleurs des substances formatrices de fleurs qui agissent sur les bourgeons de néoformation et leur font donner directement des fleurs.

Cette observation est confirmée par WAKKER (1885, 110) sur *Begonia Rex*.

WINKLER (1903, 115) fait sur *Torenia Asiatica* des observations qui infirment celles de SACHS sur *Begonia*. Il montre, en effet, que les feuilles inférieures (même les cotylédons), aussi bien que les feuilles supérieures, donnent des bourgeons florifères précoces. Sur une même feuille, on peut voir l'apparition



FIG. 19. — Une feuille de *Torenia asiatica* donne des bourgeons foliaires à la base du pétiole et des bourgeons floraux sur le limbe (d'après Winkler, 1903).

de bourgeons florifères et de bourgeons végétatifs (voir fig. 19).

Il fait remarquer que les bourgeons adventifs sur les feuilles se développent naturellement avec une balance métabolique différente de celle de la feuille au moment de leur production, et que cette différence peut être plus grande pour des bourgeons produits sur des feuilles de la fin de l'été. Cette balance métabolique modifiée peut très bien être la cause d'une croissance ralentie et d'une floraison précoce.

Dans ses recherches sur la « régénération »,

GOEBEL (1905, 33) montre que chez *Achimenes* on obtient des bourgeons différents selon le moment où l'on fait des boutures : à la fin de la période de végétation apparaissent des « bourgeons bulbeux », tandis qu'en pleine période végétative les feuilles forment uniquement des bourgeons foliaires (fig. 20).

Cette expérience pourrait facilement s'interpréter avec la théorie des substances formatrices de SACHS,



FIG. 20. — Les feuilles d'*Achimenes*, à la fin de la période végétative, forment des « bourgeons bulbeux » (I et II), tandis qu'en pleine période végétative elles forment des bourgeons foliaires (III) (d'après Goebel, 1905).

mais la remarque de WINKLER, citée plus haut, est également pertinente, *mutatis mutandi* dans ce cas.

DOPOSCHEG-UHLAR (1911, 24) réalise une série d'expériences qu'il interprète comme une confirmation de la théorie des « substances formatrices » de SACHS.

Les néoformations d'une bouture de feuilles jeunes (feuilles entières) de *Begonia Carolinaefolia* Regel diffèrent des néoformations des boutures de feuilles adultes (feuilles découpées en forme de doigt) en ce que les premières demeurent plus longtemps au stade de feuille juvénile non découpée.

D'après lui, la nature de cette différence résiderait probablement dans une différence de qualité des substances de construction qui sont à la disposition des boutures.

Dans une expérience, DOPOSCHEG-UHLAR prétend avoir extrait une enzyme de croissance. Des boutures de feuille de *Gesneria Graciosa* forment normalement des bourgeons foliaires si on les fait en plein été, tandis que vers novembre, des boutures semblables donnent naissance à des bourgeons tubérisés (même observation que GOEBEL, 1905, 33, sur *Achimenes*)⁽¹⁾. Un extrait de ces tubercules est effectué — cet extrait est injecté dans des feuilles séparées de la plante ou bien le pétiole de ces feuilles est plongé dans la solution.

En juillet, aucun résultat : les boutures forment seulement des racines. Le 1^{er} septembre, 88 % des boutures traitées forment des bourgeons tubérisés, tandis que les témoins forment des bourgeons foliaires. En novembre, les témoins, comme les feuilles traitées, forment des bourgeons tubérisés.

PRIESTLEY et SWINGLE (1929, 82) reprochent à cette expérience que les témoins sont sans valeur, car ils n'ont pas été traités par de l'eau ou par de l'extrait bouilli, comme les feuilles expérimentées. Les témoins ont été simplement mis sur le sol. PRIESTLEY et SWINGLE pensent que si les témoins avaient reçu le même traitement (par exemple injection d'eau), ils auraient vraisemblablement formé des bourgeons tubérisés, car les feuilles approchaient du moment où normalement elles en auraient produits.

(1) Ce fait est assez répandu chez les végétaux. C'est ainsi que *Potamogeton crispus* transforme, à partir de juillet, ses bourgeons terminaux en hibernacles (observation communiquée par M. le Prof. A. MONOYER).

Cette expérience mériterait d'être contrôlée en évitant le reproche formulé par PRIESTLEY et SWINGLE.

Faisons remarquer, d'ailleurs, que même dans des conditions expérimentales parfaites l'extrait obtenu par DOPOSCHEG-UHLAR ne démontre pas nécessairement l'existence de substances ayant une action sur l'organisation des différenciations organogéniques. Elle peut simplement signifier que l'extrait contient des substances capables d'accélérer certains processus se déroulant normalement chez le végétal (métabolisme ?).

Dans ces dernières années, la découverte des auxines a fait penser que ces auxines pourraient jouer le rôle de substances formatrices (THIMANN et WENT, 1934, 102). A l'heure actuelle, cependant (BOUILLENNE, 1938, 16; WENT, 1938, 114), on reconnaît que les auxines jouent plutôt le rôle de substances activantes, comme beaucoup d'autres substances.

WENT défend cependant la théorie des substances formatrices de SACHS dans le cas du développement des bourgeons et des racines. Il vient de réaliser des expériences intéressantes sur *Pisum Sativum*. Si l'on enlève les racines et que l'on plonge la base de la tige dans de l'eau, même additionnée de sucre, le sommet cesse sa croissance après un temps court. Si l'on greffe le sommet sur la racine, on obtient d'abord une petite croissance résiduelle qui s'arrête après quelques jours. Mais, de 5 à 12 jours après le greffage, la croissance reprend subitement et augmente rapidement jusqu'à un maximum (fig. 21).

WENT conclut que des substances seraient produites dans la racine, substances nécessaires à la croissance de la tige. Il appelle ces substances « caulocaline ». Il pense aussi que les racines produiraient

des substances spéciales nécessaires pour l'hypertrophie de la tige quand on y applique de l'hétéroauxine; que le développement du mésophyle des feuilles dépendrait d'une substance de croissance spéciale, formée dans les feuilles à la lumière et accumulée

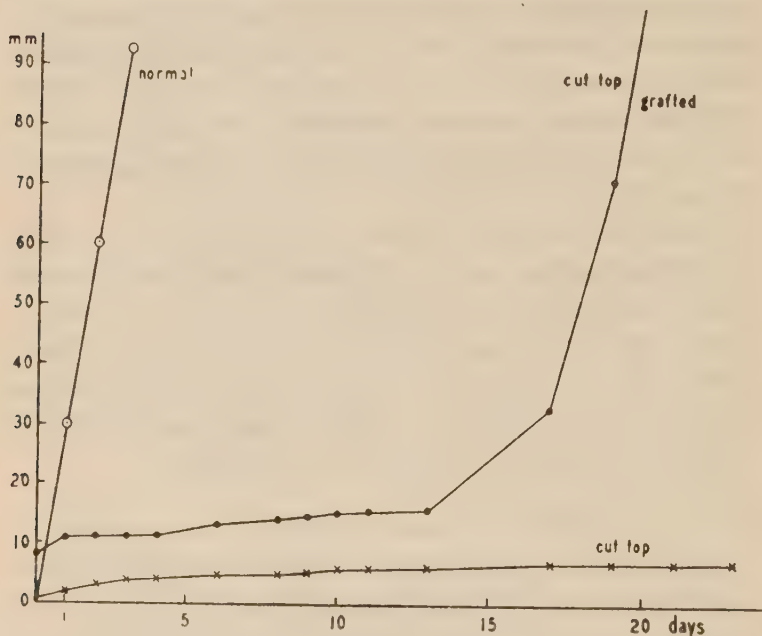


FIG. 21. — Diagramme de l'expérience de Went (1938) sur *Pisum*. Après un certain temps (13 jours environ), le « cut top grafted » rattrape le « normal ».

dans les cotylédons (il l'appelle « phyllocaline »); que les feuilles produiraient à la lumière une substance spéciale nécessaire à la formation des racines (la « rhizocaline » de BOUILLENNE et WENT, 1933, 10) ⁽¹⁾.

Les observations sur la « caulocaline » de WENT s'appliquent peut-être à *Pisum Sativum*, mais n'ont certainement pas de portée générale. C'est ainsi que

(1) Nous n'analyserons pas dans ce travail, consacré à la néoformation des bourgeons, l'importante contribution de BOUILLENNE et WENT (1933, 10) à la néoformation des racines.

chez *Begonia Rex*, nous provoquons l'apparition de bourgeons sur des lambeaux qui ne donnent pas de racines (expérience 19). En outre, *Ceratophyllum demersum* ne présente normalement aucune racine, pas même une racine primordiale, et cependant les bourgeons croissent. (Observation communiquée par M. le Prof^r A. MONOYER.)

Jusqu'à présent, la théorie des substances formatrices ne constitue encore qu'une hypothèse de travail. L'existence de substances formatrices n'a été mise en évidence que de façon indirecte. On n'a pas encore réussi l'extraction d'une substance organisatrice de structures.

D'un autre côté, l'hypothèse des potentialités des cellules se ramène en définitive à reconnaître notre ignorance à peu près complète des facteurs qui se trouvent à la base des phénomènes de morphogénèse. Elle peut cependant constituer une bonne hypothèse de travail en orientant les recherches dans le sens d'une étude des conditions d'hérédité et des conditions physicochimiques (métabolisme, composition chimique, potentiels électriques, etc.) des cellules capables de donner des bourgeons en comparaison avec les tissus qui ne forment pas ces structures.

CHAPITRE II.

LES CORRELATIONS D'INHIBITION

CHEZ « BEGONIA REX ».

1. Centre d'attraction ? Action inhibitrice ?

En passant en revue les phénomènes de corrélation d'inhibition, nous avons vu qu'à l'heure actuelle, l'inhibition est tantôt attribuée à une action directe des parties en voie de croissance sur les parties inhi-

bées (substances inhibitrices), tantôt à une attraction de substances par les parties en voie de croissance, attraction dont le résultat serait de priver de ces substances les parties inhibées (centre d'attraction).

Nous savons (p. 188) que GOEBEL (1905, 33) provoque la néoformation de bourgeons sur des feuilles de *Begonia Rex* non isolées de la plante en enlevant le méristème terminal et les bourgeons axillaires. Il interprète ce résultat par la théorie des « centres d'attraction ».

L'expérience cruciale consisterait à provoquer à certains endroits de la feuille de *Begonia Rex* une accumulation de substances sans interrompre les corrélations de la feuille avec la plante. Si, ayant provoqué cette accumulation, nous n'obtenons pas de bourgeons aussi longtemps que le contact avec la plante est maintenu, nous pourrions conclure que les corrélations d'inhibition sont dues à une action inhibitrice directe de la tige sur la feuille.

EXPÉRIENCE 1. — Nous avons réalisé cette expérience de la façon suivante :

Sur deux feuilles non isolées de la plante, nous incisons les nervures principales à différents endroits. Les deux plantes sont mises sous cloche en verre, dans une atmosphère saturée de vapeur d'eau, favorable au développement éventuel des racines et des bourgeons. Après plus de 100 jours d'expérience, nous constatons qu'à l'endroit d'incision des nervures, des racines se sont développées. Cependant, aucun bourgeon n'est apparu à ces endroits (fig. 22).

La formation de racines à l'endroit d'incision des nervures indique bien que ces endroits sont dans des conditions favorables pour manifester des phénomènes de néoformation. Nous avons vu, en effet (p. 185), que des morceaux de feuille forment des racines et des bourgeons à leur extrémité proximale.

Comment se fait-il donc que, sur ces feuilles incisées, des bourgeons n'apparaissent pas à côté des racines ?

Il suffit d'isoler ces feuilles de la plante pour que, les conditions extérieures restant les mêmes, on voie apparaître des bourgeons à côté des racines 15 jours plus tard (c'est le temps habituel pour que les bourgeons deviennent visibles à l'œil nu).

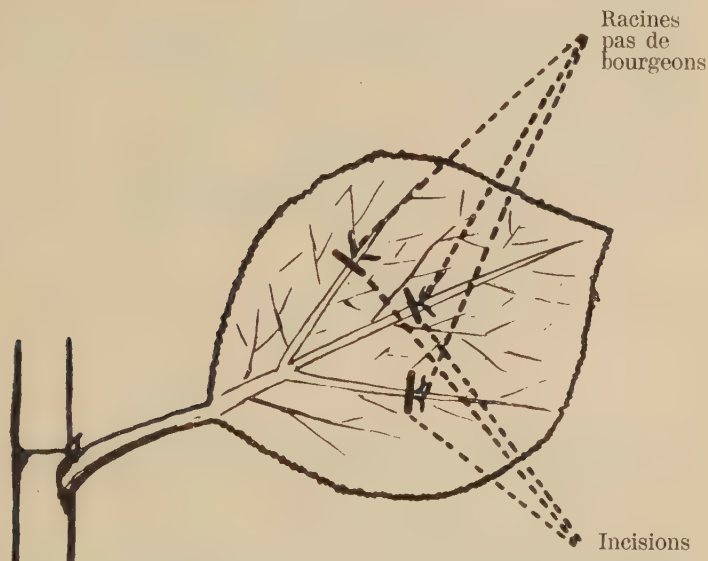


FIG. 22. — Des racines se forment aux endroits d'incision de la nervure. Pas de bourgeon aussi longtemps que l'action inhibitrice n'est pas supprimée.

Le schéma suivant résume les résultats :

Feuilles incisées, non isolées de la plante.

↓
Après 125 jours (feuille n° 1) et 134 jours (feuille n° 2) :
racines, pas de bourgeons.

↓
On coupe ces feuilles de la plante.

↓
13 et 15 jours plus tard : apparition de bourgeons à côté
des racines.

Nous pensons que cette expérience met bien en évidence que les corrélations d'inhibition chez *Begonia*

Rex sont dues à une action inhibitrice directe de la tige et non à une attraction de substances, comme le supposait Goebel ⁽¹⁾.

2. L'auxine est-elle la substance inhibitrice ?

THIMANN et SKOOG (1934, 101) pensent que l'auxine est la substance par laquelle s'exercent les corrélations d'inhibition. Nous avons vu que la question est

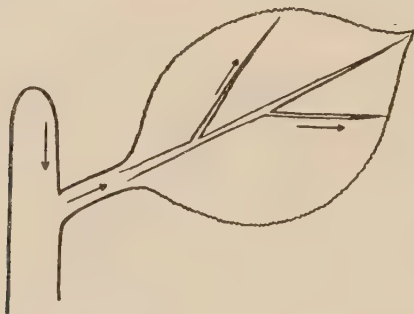


FIG. 23. — Schéma hypothétique de la translocation de l'auxine dans l'inhibition de la néoformation des bourgeons sur les feuilles.

fort controversée. A l'heure actuelle, à notre connaissance, il n'y a pas encore eu d'expériences où l'on étudie l'influence de l'auxine en rapport avec l'inhibition dans la néoformation des bourgeons.

La question mérite cependant d'être posée. En effet, si l'on pense que l'auxine venant du méristème terminal inhibe le développement des bourgeons axillaires et si l'on veut appliquer cette théorie dans le cas des bourgeons qui apparaissent sur une feuille,

(1) Le succès de cette expérience dépend en grande partie de l'état des plantes utilisées. Si l'on emploie des plantes en mauvais état, dont le méristème terminal n'est pas vigoureux, ou si l'on utilise des plantes ayant reçu de la « colombine » (voir p. 285), les résultats pourront être différents et l'on pourra avoir formation de bourgeons sans isoler la feuille de la plante.

on est obligé d'admettre que l'auxine abandonne la tige pour passer par translocation à travers le pétiole jusque dans le limbe foliaire (fig. 23).

Or, les expériences d'EVERY (1935, 3) sur le Tabac montrent que la translocation de l'auxine s'opère de la feuille vers la tige.

Nous sommes ainsi amené à penser que l'auxine n'est vraisemblablement pas le facteur des corrélations d'inhibition dans le cas des bourgeons foliaires de néoformation. Une propriété caractéristique de l'auxine va nous permettre de contrôler cette hypothèse : l'auxine diffuse facilement dans un bloc d'agar ⁽¹⁾.

EXPÉRIENCE 2. — Dans l'expérience suivante, nous résolvons en même temps deux questions :

1° La « substance inhibitrice » venant de la tige est-elle diffusible dans l'agar ?

2° De l'auxine dissoute dans de l'agar inhibe-t-elle la formation des bourgeons de néoformation ?

Quatre feuilles de *Begonia Rex* sont amputées. A la surface de blessure de la portion du pétiole qui est encore sur la plante, on applique immédiatement une rondelle de gel d'agar à 2 %. Cette rondelle est laissée en contact avec le pétiole pendant vingt-quatre heures. Après ce temps, chacune des quatre feuilles qui ont été enlevées de la plante est découpée en quatre morceaux.

Un morceau de feuille reçoit sur l'extrémité proximale la rondelle d'agar qui a séjourné sur le pétiole. Sur le deuxième morceau, on applique au même endroit une rondelle d'agar contenant de l'hétéroauxine à 2 ‰. Le

(1) Un des moyens classiques pour étudier le contenu en auxine d'un organe végétal (par exemple le bourgeon terminal) consiste à enlever cet organe et à le déposer pendant un certain temps sur un bloc d'agar. L'auxine diffuse dans ce bloc et peut être ensuite déterminée par le test du coléoptyle d'*Avena* (WENT, 1928, 112).

troisième reçoit une rondelle d'agar sans hétéroauxine. Le quatrième ne subit aucun traitement (fig. 24).

Toutes les vingt-quatre heures on renouvelle les rondelles d'agar.

Les morceaux de feuille sont placés verticalement, l'extrémité proximale vers le haut, dans une atmosphère humide.

Pendant toute la durée de l'expérience, la surface du pétiole resté sur la plante ne s'est pas desséchée et présen-

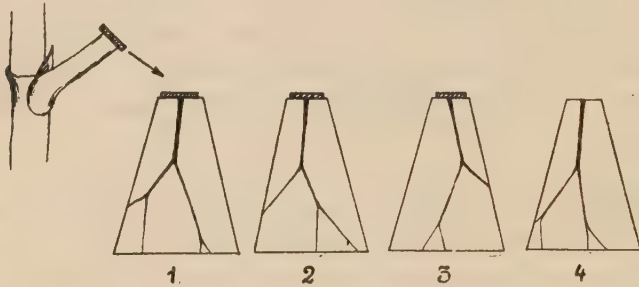


FIG. 24.

1. Le morceau de feuille reçoit une rondelle de gel d'agar venant du pétiole. — 2. Agar+hétéroauxine. — 3. Agar seul. — 4. Pas de traitement.

taient des phénomènes nets d'exsudation. La surface des morceaux de feuille ne s'est pas desséchée non plus.

Le tableau I qui résume les résultats montre que :

1° Les substances qui, venant de la tige, auraient pu diffuser dans le bloc d'agar appliqué contre le pétiole n'ont pas empêché, ni même retardé, la néoformation des bourgeons à l'extrémité proximale;

2° L'hétéroauxine dans l'agar n'a eu aucun effet d'inhibition.

Cette expérience nous permet de conclure que chez *Begonia Rex* l'auxine n'est pas le facteur des corrélations d'inhibition dans la néoformation des bourgeons par les feuilles. Nous pouvons également dire

que la « substance inhibitrice » n'est pas diffusible dans l'agar ⁽¹⁾.

TABLEAU I.

L'inhibition n'est pas transmise par l'intermédiaire
de substances diffusibles dans l'agar.

	25-II-1938.	9-III-1938.	11-III-1938.
<i>Feuille I.</i>			
1 Agar + pétiole	Début de l'expérience.	b*	b
2. Agar + hétéroauxine . . .		b*	b
3 Témoin (agar seul)		b*	b
4. Témoin sans agar.		b*	b
<i>Feuille II.</i>			
1 Agar + pétiole		b*	b
2. Agar + hétéroauxine . . .		b*	b
3. Témoin (agar seul)		b*	b
4. Témoin sans agar.		b*	b
<i>Feuille III.</i>			
1. Agar + pétiole		b*	b
2. Agar + hétéroauxine . . .		b*	b
3 Témoin (agar seul)		b*	b
4. Témoin sans agar.		b*	b
<i>Feuille IV.</i>			
1. Agar + petiole		b	b
2. Agar + hétéroauxine . . .		b	b
3. Témoin (agar seul)		b	b
4. Témoin sans agar.		b*	b

b* = bourgeons visibles à la loupe.

b = bourgeons visibles à l'œil nu.

(1) Ce résultat est confirmé par l'expérience n° 12.

3. Par quel tissu se transmet l'action inhibitrice ?

Nous avons vu (p. 186) que les bourgeons proviennent du recloisonnement des cellules épidermiques. On pourrait donc supposer que l'action inhibitrice se transmet aux cellules épidermiques de la feuille à travers l'épiderme et/ou le parenchyme sous-jacent, qui forment un revêtement continu depuis le som-

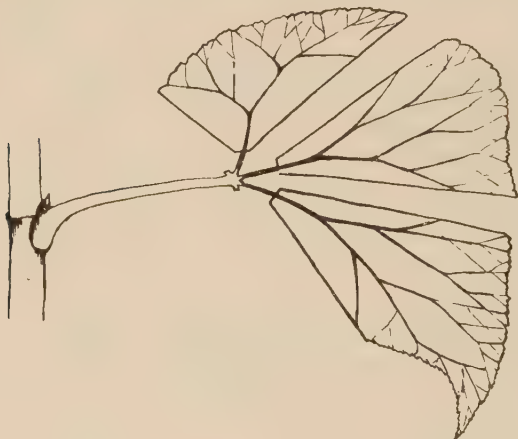


FIG. 25. — Schéma montrant comment la nervure principale constitue la seule jonction entre les morceaux de feuille et la plante.

met méristématique jusque dans la feuille (fig. 2). La translocation de substances par voie parenchymateuse a été mise en évidence par Kok (1932, 45).

Pour résoudre cette question nous avons réalisé l'expérience suivante :

EXPÉRIENCE 3. — Nous découpons trois feuilles restées *sur la plante* de telle façon que sur chaque feuille trois morceaux de feuille ne restent plus en contact avec la plante que par l'intermédiaire de leur nervure principale (fig. 25).

De cette façon toutes les corrélations d'inhibition devront nécessairement passer par la nervure principale.

Ces nervures principales subissent alors le traitement suivant :

N° 1 : est laissée intacte;

N° 2 : l'épiderme et le parenchyme interne de la nervure sont enlevés;

N° 3 : seuls l'épiderme et le parenchyme interne sont laissés comme contact entre le morceau de feuille et la plante (fig. 26).

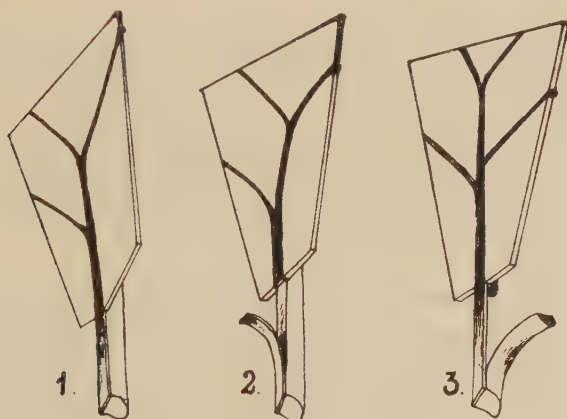


FIG. 26.

1. Nervure intacte. — 2. Epiderme interne et parenchyme enlevés.
3. Nervure enlevée.

Nous avons obtenu les résultats suivants :

TABLEAU II.

L'inhibition est transmise par les tissus vasculaires.

	N° 1. Nervure intacte.	N° 2. Epiderme et parenchyme enlevés.	N° 3. Seuls épiderme et parenchyme restent.
Feuille 1	o	o	b
Feuille 2	o	o	b
Feuille 3	o	o	b

o = pas de bourgeons.

b = néoformation de bourgeons.

Cette expérience nous permet de conclure que la translocation de l'action inhibitrice chez *Begonia Rex* s'effectue par l'intermédiaire des tissus vasculaires de la nervure et non par voie épidermique ou parenchymateuse.

Nous ne pouvons encore préciser par quel tissu (xylème ou phloème) de la nervure se transmet cette inhibition.

Nous pouvons tirer de cette série d'expériences les conclusions suivantes :

1° La tige exerce une action inhibitrice directe sur la néoformation des bourgeons par les feuilles;

2° L'auxine n'est pas le facteur des corrélations d'inhibition;

3° L'action inhibitrice ne se transmet pas par l'intermédiaire d'une substance diffusible dans l'agar;

4° L'action inhibitrice se transmet par les tissus vasculaires des nervures (phloème ou xylème).

Ces conclusions nous amènent à examiner si les corrélations d'inhibition ne joueraient pas un rôle important dans la localisation des néoformations à l'extrémité proximale des morceaux de feuille.

4. La « polarité » des morceaux de feuille de « *Begonia Rex* ».

Nous avons déjà décrit (p. 185) la formation des bourgeons et des racines sur des morceaux de feuille de *Begonia Rex* Putz.

Nous avons vu que ces néoformations sont localisées sur la nervure principale, à l'extrémité proximale du morceau de feuille. Cette localisation ne dépend pas de caractères histologiques différents

entre les deux extrémités du morceau de feuille, comme le montre bien l'expérience suivante :

EXPÉRIENCE 4. — Un morceau de feuille, où la nervure principale est incisée à mi-distance entre l'extrémité proximale et l'extrémité distale, est mis dans une couche sur de la cendrée. Après quinze jours des bourgeons apparaissent

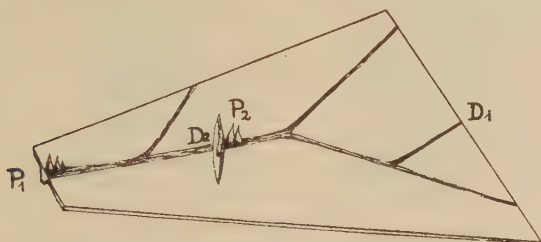


FIG. 27. — L'incision de la nervure principale provoque l'apparition de bourgeons en P_2 .

à deux endroits (fig. 27, P_1 et P_2). P_1 est l'extrémité proximale du morceau de feuille. P_2 est l'extrémité proximale du tronçon de nervure P_2 - D_1 . D_2 est l'extrémité distale du tronçon de nervure P_1 - D_2 . Il est manifeste qu'il n'y a pas de différence histologique entre P_2 et D_2 , qui ne sont séparés que par la fente réalisée par l'incision du morceau de feuille. Cependant P_2 donne des bourgeons et D_2 ne donne rien.

Il faut donc qu'un facteur extérieur aux cellules des endroits P_2 et D_2 soit intervenu pour modifier leur capacité de néoformation de bourgeons.

La localisation des bourgeons à l'extrémité proximale est encore bien mise en évidence de la façon suivante :

EXPÉRIENCE 5. — Un morceau de feuille, semblable à celui dont nous venons de parler, est découpé en cinq fragments. Sur chacun de ces fragments, les bourgeons ne se forment qu'à l'extrémité proximale (fig. 28).

Deux hypothèses peuvent interpréter ce résultat :

1° Un facteur favorable à la production des bour-

geons (substances nutritives, substances formatrices) est amené par translocation en direction distal $\rightarrow$ proximal, à l'extrémité proximale, et y détermine l'apparition de bourgeons; ou bien

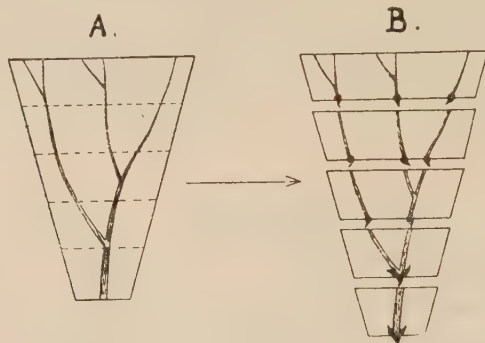


FIG. 28. — Un morceau de feuille (A) est découpé en cinq fragments (B). Les bourgeons ne se forment qu'à l'extrémité proximale de chaque fragment.

2° Un facteur défavorable à la production des bourgeons (substance inhibitrice, par exemple) est transporté en direction proximal $\rightarrow$ distal. Son accumulation empêche l'apparition des bourgeons. Son départ permet le développement des bourgeons à l'extrémité proximale.

Pour déterminer la valeur respective de ces deux hypothèses, nous avons comparé les conditions physiologiques des deux extrémités d'un morceau de feuille au cours de la production des bourgeons.

5. Comparaison entre les extrémités proximale et distale.

A. — Pourcentage en sucres solubles.

Y-a-t-il translocation de produits de la photosynthèse sur des morceaux de feuille isolés de la plante ?

EXPÉRIENCE 6. — Une plante entière de *Begonia Rex* est placée à l'obscurité pendant vingt et un jours (série B).

Après ce temps, quatre morceaux de feuille sont placés dans une chambre divisée en deux compartiments. Un de ces compartiments constitue une chambre noire, l'autre une chambre éclairée. Un morceau de feuille est mis dans la chambre noire, un autre dans la chambre éclairée. Le troisième a son extrémité proximale dans la chambre noire et son extrémité distale dans la chambre éclairée. Enfin le quatrième a son extrémité proximale dans la chambre éclairée et son extrémité distale dans la chambre noire.

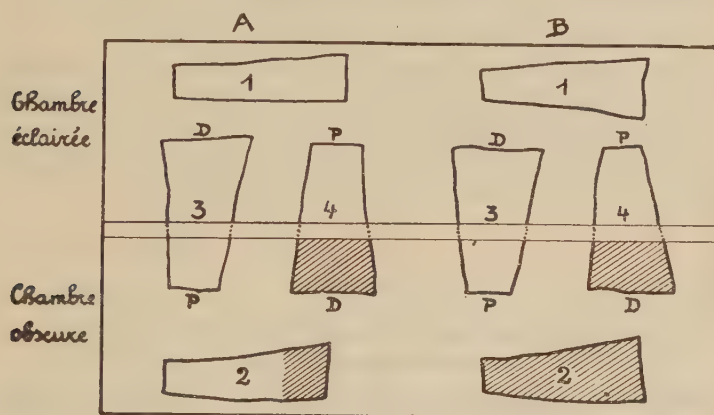


FIG. 29. — Disposition générale de l'expérience obscurité-lumière.
Les parties hachurées sont nécrosées à la fin de l'expérience.

En même temps, des morceaux de feuille venant de plantes laissées à la lumière sont placées dans les mêmes conditions (série A).

La figure 29 schématise les conditions d'expérience et les résultats.

La comparaison des morceaux de feuille A_3 , A_4 , B_3 et B_4 permet de faire les constatations suivantes :

Quand l'extrémité proximale A_3 - B_3 est à l'obscurité, elle continue à vivre;

Quand l'extrémité distale A_4 - B_4 est à l'obscurité, elle meurt jusqu'à la zone de séparation obscurité-lumière;

Le morceau de feuille B_2 est mort entièrement;

Les morceaux A_1 et B_1 sont restés bien vivants.

Nous concluons de cette expérience qu'il y a translocation de substances photosynthétisées en sens distal $\rightarrow$ proximal, mais non en sens inverse.

Voyons maintenant si la localisation des bourgeons à l'extrémité proximale est en rapport avec des différences dans le contenu en carbohydrates aux deux extrémités d'un morceau de feuille.

EXPÉRIENCE 7. — Pour cela, nous avons découpé des languettes aux deux extrémités de morceaux de feuille en voie de néoformation. Le dosage des sucres solubles est effectué selon la technique décrite par R. et M. BOUILLENNE (1933, 11). Le tableau III donne les résultats.

TABLEAU III.

Pourcentage en sucres solubles aux deux extrémités d'un morceau de feuille.

DATES.	Gr. sucres solubles : 100 gr. poids frais. Extrémité proximale.	Gr. sucres solubles : 100 gr. poids frais. Extrémité distale.
24-III-1931 : 7 h. . . .	0,13	0,16
25-III-1931 : 7 h. 30. . .	0,09	0,13
17 h. 30. . . .	0,06	0,09
26-III-1931 : 7 h. . . .	0,07	0,09
16 h. 30. . . .	0,07	0,09
27-III-1931 : 7 h. 30. . .	0,07	0,08

Un coup d'œil au tableau suffit pour montrer que sur des morceaux de feuille en voie de néoformation le pourcentage en sucres solubles est plus élevé à l'extrémité distale qu'à l'extrémité proximale.

Ceci nous permet de conclure que ce n'est pas une insuffisance de carbohydrates qui empêche la néoformation.

mation des bourgeons à l'extrémité distale des morceaux de feuille ⁽¹⁾.

HARTSEMA (1926, 37) avait déjà constaté qu'il n'y a pas accumulation d'amidon à l'endroit de formation des bourgeons.

La comparaison de ce résultat avec celui de l'expérience précédente nous permet de dire que la néoformation des bourgeons est vraisemblablement en rapport avec un métabolisme plus intense des tissus qui produisent des bourgeons, puisque nous trouvons moins de sucres solubles là où nous pouvions nous attendre à en trouver le plus.

B. — Pourcentage en eau.

EXPÉRIENCE 8. — Comme pour l'analyse des sucres solubles, nous avons prélevé des languettes aux deux extrémités de morceaux de feuille au cours de la production des bourgeons. Nous avons déterminé le poids sec de ces languettes par dessiccation à 110° C jusqu'à poids constant. Le tableau IV donne les résultats.

Ce tableau montre qu'au départ il n'y a pas de différence sensible dans le pourcentage en eau aux deux extrémités. Cependant, à partir du neuvième jour, il semble y avoir dessiccation de l'extrémité distale; de sorte qu'on pourrait se demander si cette dessiccation partielle n'est pas cause du non-développement des bourgeons à l'extrémité distale.

(1) L. DELARGE (1936, 22) décrit, chez *Crinum capense*, la formation de bourgeons adventifs quand le méristème de la tige est supprimé. Il signale le cas très intéressant de cals qui, malgré des réserves nutritives abondantes, ne différencient pas de bourgeons, ce qui indique bien que le facteur nutrition n'est que secondaire dans la néoformation des bourgeons. Voir aussi notre expérience n° 20.

TABLEAU IV.

**Eau d'imbibition des tissus aux extrémités proximale et distale
des morceaux de feuille en voie de néoformation.**

Dates.	Heures.	% Eau par rapport au poids frais.		Observations.
		C. proximal.	Côté distal.	
24-III-1931 .	7 h.	90	89	
	16 h. 30	92	95	
25-III-1931 .	7 h. 30	94	91	
	17 h. 30	92	89	
26-III-1931 .	7 h.	93	91	
	16 h. 30	92	88	
27-III-1931 .	7 h. 30	91	90	
28-III-1931 .	7 h. 45	93	86	
31-III-1931 .	18 h. 45	93	90	
1-IV-1931 .	7 h.	85	85	
2-IV-1931 .	7 h. 15	86	69	
7-IV-1931	9 h. 30	90	77	

Pour contrôler cette hypothèse, nous avons réalisé l'expérience suivante :

EXPÉRIENCE 9. — Nous avons plongé l'extrémité distale de quinze morceaux de feuille dans de l'eau de la distribution. Cette eau était renouvelée tous les jours. La figure 30 schématise les conditions d'expérience. Parallèlement nous avons plongé l'extrémité proximale de quinze morceaux de feuille dans l'eau.

Les résultats sont donnés par le tableau V.

On pourrait objecter que ce résultat est dû à l'action de la pesanteur. Il n'en est rien. Des morceaux de feuille, pendus par leur extrémité proximale dans une cage humide, continuent à produire des bourgeons à l'extrémité proximale seulement, alors que l'extrémité distale se trouve vers le bas.

TABLEAU V.

L'extrémité distale donne des bourgeons quand elle plonge dans l'eau.

	Numéro du morceau de feuille.	Proximal.	Distal.
Extrémité proximale dans l'eau, extrémité distale dans l'air.	1	b	o
	2	b	o
	3	b	o
	4	b	o
	5	b	o
	6	b	o
	7	b	o
	8	b	o
	9	b	o
	10	b	o
	11	b	o
	12	b	o
	13	b	o
	14	b	o
	15	b	o
Extrémité distale dans l'eau, extrémité proxi- male dans l'air.	1	b	b
	2	b	b
	3	b	b
	4	b	b
	5	x	x
	6	b	b
	7	b	b
	8	b	b
	9	x	x
	10	b	b
	11	b	b
	12	x	x
	13	b	b
	14	b	b
	15	b	b

b = formation de bourgeons.

o = pas de formation de bourgeons.

x = morceau de feuille nécrosé.

C'est la première fois, à notre connaissance, que l'on est arrivé à faire produire des bourgeons à l'extrémité distale d'un morceau de feuille quand celui-ci manifeste une polarité bien nette.

HARTSEMA (1926, 37) avait essayé de modifier la polarité des morceaux de feuille de *Begonia Rex* par l'action de la pesanteur ou de la force centrifuge, mais sans résultat.

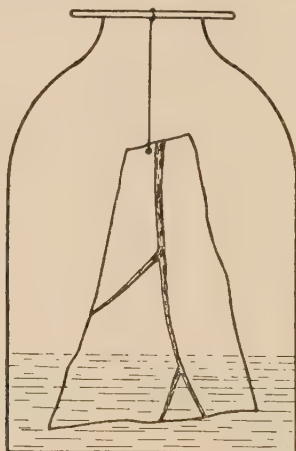


FIG. 30. — L'extrémité distale d'un morceau de feuille plongé dans l'eau.

On pourrait à première vue conclure de cette expérience que le contenu en eau des tissus joue un rôle essentiel dans la localisation des bourgeons à l'extrémité proximale. Cependant, les conditions réalisées dans cette expérience sont complexes :

1° Dans l'eau, l'extrémité distale ne se cicatrise pas. Il est possible que la diffusion dans l'eau de substances qui se seraient autrement accumulées à l'extrémité distale (« substances inhibitrices ») permette la formation de bourgeons à cet endroit;

2° L'extrémité distale qui plonge dans l'eau se

trouve dans des conditions d'anaérobiose plus ou moins complète.

Pour préciser si réellement c'est le facteur eau qui joue le rôle principal dans la localisation des bourgeons, nous avons réalisé l'expérience suivante :

EXPÉRIENCE 10. — Une caisse recouverte de plaques en verre est divisée en deux compartiments par une cloison transversale dans laquelle sont ménagées des ouvertures.

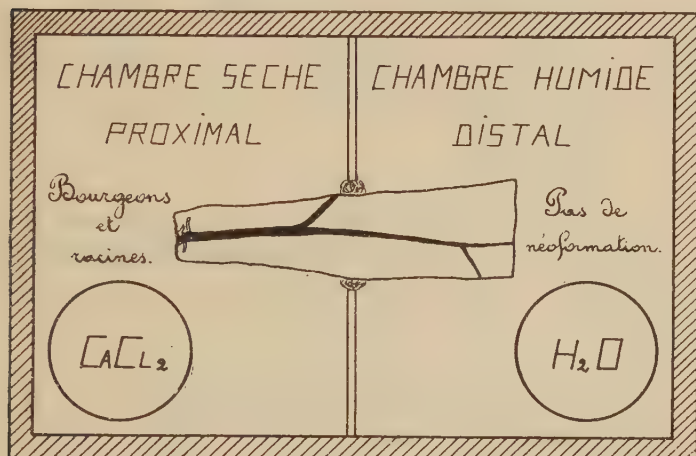


FIG. 31. — La sécheresse de l'air n'empêche pas la néoformation des bourgeons à l'extrémité proximale; l'humidité n'amène pas la production de bourgeons à l'extrémité distale.

A travers celles-ci passent des morceaux de feuille disposés de telle façon que l'extrémité proximale du morceau de feuille soit dans un compartiment et l'extrémité distale dans l'autre.

L'extrémité distale se trouve dans la chambre humide et cette extrémité est arrosée trois fois par jour.

L'autre compartiment constitue une chambre sèche où l'humidité de l'air est absorbée par du CaCl_2 contenu dans un godet. L'extrémité proximale qui se trouve dans cet air sec n'est pas arrosée (fig. 31). Le tableau VI donne les résultats.

TABLEAU VI.

**Le contenu en eau des tissus n'est pas le facteur
de la localisation des bourgeons.**

Morceaux de feuilles.	Extrémité proximale. Chambre sèche.	Extrémité distale. Chambre humide.
N° 1	b 27	o
N° 2	b 25	o
N° 3	b 20	o
N° 4	b 20	o
N° 5	b 22	o

b27= apparition des bourgeons 27 jours après le début de l'expérience.

o = pas de bourgeons.

Cette expérience prouve que le contenu en eau des tissus n'est pas le facteur qui détermine la localisation des bourgeons à l'extrémité proximale des morceaux de feuilles.

En effet, l'extrémité distale placée dans des conditions d'humidité particulièrement favorables n'a pas donné de bourgeons, alors que l'extrémité proximale qui se trouve dans une atmosphère sèche en a produit.

Par conséquent, dans l'expérience où l'extrémité distale plonge dans un liquide, ce n'est pas l'eau en tant que facteur d'imbibition qui provoque la néoformation des bourgeons à l'extrémité distale. Nous étudierons dans le chapitre suivant les facteurs qui amènent la formation des bourgeons à l'extrémité distale des morceaux de feuille (p. 259).

C. — Différence de pH.

Nous venons de voir qu'il n'y a pas de différences en sucres solubles, ni des différences de contenu en eau entre les deux extrémités d'un morceau de feuille ne

peuvent expliquer la localisation des bourgeons à l'extrémité proximale. Nous nous sommes demandé si des différences dans le pH de ces extrémités ne pourraient pas nous donner des indications sur les modifications que les tissus subissent au cours de la production des bourgeons.

EXPÉRIENCE 11. — Dans ce but, nous avons analysé le pH :

1° De l'épiderme et du parenchyme sous-jacent;

2° Des autres tissus de la nervure (phloème et xylème-parenchyme).

Nous avons fait ces analyses à l'extrémité proximale et à l'extrémité distale.

Tableau pour l'utilisation des indicateurs.

SMALL (1929, p. 46).

INDICATOR.	Alk. Colour Range.	pH	Acid. Colour Range.	pH
Bromo-cresol purple .	pale blue to deep purple.	> 6.2	yellow.	< 5.9
Di-ethyl red.	yellow.	> 5.9	pale pink to deep red.	< 5.6
Methyl red	yellow.	> 5.6	pale pink to deep red.	< 5.2
Benzene-azo- α -naphthyl-amine.	yellow.	> 4.8	pale pink to deep red.	< 4.4
Bromo-cresol green .	pale green to deep blue.	> 4.4	yellow.	< 4.0
Bromo-phenol blue. .	pale green to deep blue.	> 4.0	yellow.	< 3.4
<i>Extra indicators :</i>				
Bromo-thymol blue. .	green to blue.	> 6.4	yellow.	< 6.2
Phenol red	pink to red.	> 7.0	yellow.	< 6.8

La technique de SMALL (1929, 88) permet, d'après l'auteur, de différencier sur une même coupe le pH des divers tissus de cette coupe. La technique est basée sur la pénétration d'un colorant dans la cellule.

Elle offre sur les techniques habituelles de coloration des cellules l'avantage de déterminer le pH non par l'appréciation de l'intensité d'une teinte, mais par le choix entre deux couleurs différentes.

On fait des coupes ayant au moins l'épaisseur d'une couche de cellules. Ces coupes sont lavées à l'eau au pH 7. Elles sont ensuite plongées dans un colorant pendant un temps à déterminer dans chaque cas. Elles sont de nouveau rincées à l'eau neutre, montées dans une goutte d'eau neutre et examinées au microscope. Le tableau ci-contre, tiré de l'ouvrage de SMALL, indique les limites d'utilisation de la technique.

Huit essais différents avec les colorants indiqués par SMALL nous ont uniformément donné pour résultats un pH inférieur à 3,4, aussi bien pour l'épiderme que pour la nervure, tant à l'extrémité proximale qu'à l'extrémité distale. La technique de SMALL ne permet pas la détermination d'un pH inférieur à 3,4, pH d'ailleurs exceptionnel chez les végétaux.

Devant ce résultat, nous avons pensé qu'il pourrait être dû à la technique utilisée et nous avons effectué ces mesures de pH en utilisant la technique potentiométrique de DUBUISSON (1937, 28) ⁽¹⁾.

Nous avons réalisé des essais préliminaires pour déterminer l'influence de la congélation des tissus ⁽²⁾. Nous avons obtenu des résultats comparables avec ou sans congélation, ce qui est dû sans doute à la rapidité avec laquelle s'effectue une mesure (quelques minutes).

(1) Nous tenons à remercier tout particulièrement M. le Prof. DUBUISSON, qui nous a initié à cette technique et nous a autorisé à utiliser son installation.

(2) La congélation est effectuée par la neige carbonique.

Nous avons donc finalement utilisé la méthode suivante : des lambeaux d'épiderme de la face interne [face supérieure de la feuille chez *Begonia Rex* ⁽¹⁾] sont enlevés à l'extrémité proximale. Ils sont immédiatement broyés dans un petit mortier en agate. L'électrode en verre est aussitôt mise en contact avec la bouillie ainsi obtenue et la mesure potentiométrique est effectuée.

Pendant ce temps, le morceau de feuille est placé dans une atmosphère humide. Quand le pH de l'épiderme est déterminé, la même opération est réalisée sur les autres tissus de la nervure à l'extrémité proximale.

Ensuite, le pH de l'extrémité distale est déterminé. Dans ce cas nous n'avons pas pu déterminer le pH de l'épiderme par suite de la trop faible quantité de tissus dont nous disposions. En effet, 5 feuilles en moyenne ont été utilisées dans chaque mesure de pH. Si nous avions dû déterminer le pH de l'épiderme distal il nous aurait fallu au moins 20 feuilles pour chaque mesure.

Les mesures sont effectuées sur des feuilles qui n'ont pas formé de bourgeons et sur des feuilles qui en ont produit.

L'examen du tableau VII nous permet de tirer les conclusions suivantes :

1° La technique potentiométrique de DUBUISSON confirme la technique colorimétrique de SMALL : le pH des feuilles de *Begonia Rex* est fort faible, inférieur à 3.

(1) Ces lambeaux ne sont pas constitués uniquement de cellules épidermiques, mais comportent aussi une ou deux couches de cellules parenchymateuses sous-jacentes, qui s'enlèvent en même temps qu'on arrache l'épiderme.

2° Il n'y a pas de différence de pH significative entre l'extrémité proximale et l'extrémité distale de la nervure d'un morceau de feuille.

TABLEAU VII.

Mesures de pH aux deux extrémités de morceaux de feuille de « Begonia Rex ».

	N° de la mesure.	Epiderme proximal.	Nervure proximale.	Nervure distale.
Feuilles sur la plante.	1	2,33	2,04	2,14
Pas de bourgeons.	2	2,85	2,06	2,12
	3	2,24	1,97	2,07
	4	2,08	2,11	2,08
	5	2,25	1,98	1,88
	6	2,30	1,99	2,05
	7	2,23	1,99	2,01
Moyennes. . .		2,35	2,02	2,05
Morceaux de feuille avec bourgeons.	8	2,40	2,18	2,18
	9	2,56	2,17	2,21
	10	2,38	2,17	2,26
	11	2,30	1,98	2,00
Moyennes. . .		2,41	2,12	2,16

3° Il y a une petite différence de pH entre un morceau de feuille en voie de néoformation et un morceau de feuille qui vient d'être isolé de la plante : le pH semble être plus élevé sur des morceaux de feuille ayant formé des bourgeons;

4° Il y a une différence de pH significative entre l'épiderme (d'où viennent les bourgeons) et la nervure (d'où viennent les racines). Le pH de l'épiderme est plus élevé que celui des nervures.

La différence de pH entre l'épiderme et les autres tissus de la nervure attire l'attention sur les différen-

ces physiologiques qui existent probablement entre les tissus donnant des bourgeons (épiderme) et les autres tissus de la nervure.

Nous pouvons dire que dans les limites de précision des mesures réalisées, **la localisation des bourgeons à l'extrémité proximale des morceaux de feuille n'est pas en rapport avec une différence dans le pH des nervures aux deux extrémités.**

Dans les expériences précédentes, nous n'avons pu mettre en évidence aucune relation entre la localisation des bourgeons à l'extrémité proximale et le contenu en sucres solubles, le contenu en eau ou le pH des tissus.

Nous sommes ainsi amené à envisager la translocation en direction proximal $\rightarrow$ distal d'une action inhibitrice pour interpréter la polarité des morceaux de feuille.

Il est très difficile d'isoler cet agent d'inhibition. Nous avons vu en effet, dans l'expérience n° 2, qu'il n'est pas diffusible dans l'agar. L'expérience n° 22 montrera qu'il n'est pas diffusible dans l'eau.

Nous avons confirmé le résultat de l'expérience n° 2 de la façon suivante :

EXPÉRIENCE 12. — Des morceaux de feuille sont coupés en deux fragments. Les deux fragments sont réunis par une petite plaque d'agar à 2 %, de 1 mm. d'épaisseur. Les morceaux de feuille sont maintenus au contact de l'agar par deux petites soudures en plâtre de Paris qui joignent un fragment à l'autre, sur les côtés de la plaque d'agar (fig. 32).

Les morceaux de feuille sont placés dans une atmosphère saturée de vapeur d'eau qui empêche la dessiccation de l'agar. Nous ne tenons compte que des cas où le contact entre l'agar et le morceau de feuille a été parfait pendant toute la durée de l'expérience.

Dans tous ces cas (6 morceaux de feuille), des bourgeons se sont développés à l'extrémité proximale du morceau inférieur, tout comme s'il n'y avait eu aucune connexion entre les deux fragments. L'action

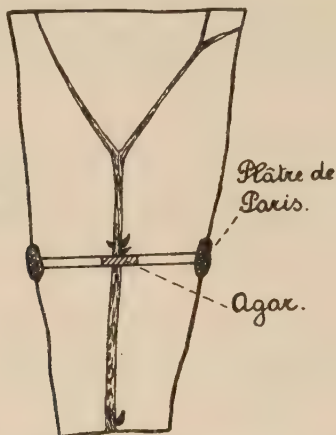


FIG. 32. — L'action inhibitrice ne peut traverser une rondelle d'agar qui réunit les deux moitiés d'un morceau de feuille.

inhibitrice n'a donc pas traversé le pont d'agar qui réunit les deux morceaux. **Cette expérience confirme que le facteur d'inhibition n'est pas diffusible dans l'agar.**

Un résultat semblable a été obtenu par HARRIS (1931, 36) sur *Begonia Rex* également. Il trouve que l'interposition d'une plaque d'agar dans l'incision faite sur une nervure principale d'une feuille isolée de la plante ne modifie pas la production des bourgeons : ceux-ci continuent à se former à l'extrémité proximale du tronçon de nervure (fig. 33).

Si nous admettons que le facteur inhibition est transmis par la nervure principale en direction proximal $\rightarrow$ distal, il est logique de supposer aussi



FIG. 33. — Schéma fait d'après une expérience de Harig (1931). Sur une feuille isolée de la plante, de l'agar placé dans la coupure d'une nervure principale arrête l'action inhibitrice.

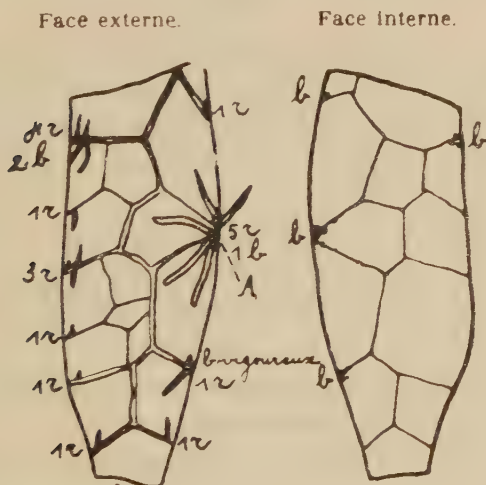


FIG. 34. -- Sur des morceaux de feuille ne contenant que des nervures latérales, les bourgeons apparaissent aussi bien à une extrémité qu'à l'autre de la nervure (b = bourgeon; r = racine).

que cette translocation s'effectue de la nervure principale dans les nervures latérales.

Dans cette hypothèse, des morceaux de feuille ne contenant que des nervures latérales doivent former des bourgeons aux deux extrémités de la nervure, puisque dans cette nervure latérale le facteur serait transmis des deux extrémités du morceau vers le centre.

EXPÉRIENCE 13. — Dans l'expérience suivante nous avons découpé dans une feuille quatre morceaux de feuille ne contenant que des nervures latérales.

Le schéma (fig. 34) des morceaux de feuille n^{os} 1 et 2 montre que sur ces morceaux de feuille des bourgeons peuvent apparaître aussi bien à une extrémité du morceau de feuille qu'à l'autre, ce qui confirme notre hypothèse.

Conclusions générales du chapitre II.

Les expériences que nous avons réalisées nous permettent de dégager les points suivants :

1° La tige exerce une action inhibitrice directe sur la formation des bourgeons. Cette action ne peut s'interpréter par une modification de la quantité de substances nutritives utilisables par la feuille après séparation de la tige;

2° L'action inhibitrice se transmet par les nervures et non par l'épiderme ou le parenchyme;

3° Le facteur d'inhibition n'est pas diffusible dans l'agar;

4° L'hétéroauxine n'inhibe pas le développement des bourgeons de néoformation;

5° L'analyse quantitative des rapports entre extrémités proximale et distale au sujet du contenu en sucres solubles ou en eau, la valeur du pH, montrent que ces rapports ne peuvent expliquer la localisation

des bourgeons à l'extrémité proximale des morceaux de feuille;

6° La comparaison du pH des tissus donnant des bourgeons avec celui des autres tissus de la nervure attire l'attention sur les propriétés physiologiques différentes de ces deux catégories de tissus.

Ces observations nous amènent à attribuer la localisation des bourgeons de néoformation chez *Begonia Rex* à la transmission par les nervures d'un facteur d'inhibition non diffusible dans l'agar. Ce facteur serait transmis en direction proximal → distal dans la nervure principale et de celle-ci dans les nervures latérales. Le chapitre suivant ne fera que confirmer ces conclusions.

CHAPITRE III.

LA MORPHOGENESE DES BOURGEONS CHEZ « *BEGONIA REX* ».

Dans le chapitre II nous avons analysé les conditions préliminaires à la formation des bourgeons : si ces conditions ne sont pas réalisées, c'est-à-dire si les corrélations d'inhibition ne sont pas modifiées, l'apparition des bourgeons ne pourra pas se produire. Mais ces conditions ne suffisent pas à donner naissance à un bourgeon. Il faut encore que les cellules épidermiques entrent en voie de mitoses rapides et que ces mitoses s'organisent en un méristème de tige. Enfin, ce méristème de tige sera un méristème de *Begonia Rex* et non d'une autre plante.

Il semble donc bien que les caractères intimes de la cellule (composition du protoplasme, caractères héréditaires, diastases, etc.) interviennent directement dans la production des bourgeons.

Dans la première partie de ce chapitre, nous examinerons l'importance du facteur cytologique dans la production des bourgeons. Dans la deuxième partie nous verrons comment trois facteurs externes aux cellules, l'anaérobiose, l'engrais « colombine » et l'hétéroauxine peuvent amener la formation de bourgeons à l'extrémité distale des morceaux de feuille, alors que cet endroit n'en produit pas dans les conditions habituelles d'expérience.

1. Importance du facteur cytologique.

A. — Caractère héréditaire des phénomènes de néoformation.

La revue d'ensemble de HAGEMANN (1931, 35) sur la néoformation des bourgeons à partir de feuilles montre que certaines familles semblent être caractérisées par une faculté particulière de néoformation. Dans d'autres familles, au contraire, aucun des genres étudiés ne manifeste de caractères de néoformation. C'est ainsi que dans les Monocotylées, sur les 27 espèces qui forment des bourgeons, il y en a 22 (81 %) dans les Liliacées. Chez les Dicotylées on obtient le tableau VIII pour la répartition des familles d'après leur faculté de néoformation de bourgeons.

Nous n'indiquons que les familles où au moins dix espèces ont été expérimentées.

Le tableau montre que chez les Dicotylées, la faculté de néoformation est remarquablement élevée chez les Pipéracées, les Bégoniacées, les Halorrhagacées et les Gesnériacées.

*
* *

Nous avons déjà attiré l'attention (p. 222) sur la contribution intéressante que l'étude de la néoforma-

tion, étendue au plus grand nombre d'espèces possible, pourrait apporter à la systématique.

TABLEAU VIII.

Classification des dicotylées d'après le pourcentage d'espèces donnant des bourgeons

(composé d'après HAGEMANN, 1931, 35).

FAMILLES.	a	b	$\frac{b}{a} \times 100$
Pipéracées	24	22	92
Bégoniacées.	42	36	86
Halorrhagacées	10	8	80
Gesnériacées	49	35	71
Mélastomatacées.	12	5	42
Scrophulariacées	68	28	41
Crassulacées	18	7	39
Solanacées	45	17	38
Euphorbiacées	14	5	36
Primulacées	16	5	31
Oenothéracées	26	7	27
Oxalidacées	11	2	27
Cruciféracées	47	12	26
Géraniacées	12	3	25
Rutacées	10	2	20
Acanthacées	28	5	18
Amarantacées	11	2	18
Droséracées	12	2	17
Rosacées	29	3	10
Labiacées	47	4	8
Polygonacées	13	1	8
Légumineuses	84	5	6
Chénopodiacées	10	0	0
Caryophyllacées	11	0	0
Ranunculacées	27	0	0
Malvacées	10	0	0
Ombelliféracées	10	0	0

a = nombre d'espèces expérimentées.

b = nombre d'espèces donnant des bourgeons et des racines.

KRENKE (1931, 46), à juste titre, dit à ce sujet (p. 333) : « Die Frage der Regenerationsfähigkeit als genotisches Merkmal hat eine sehr grosse, sowohl prinzipielle als auch praktische Bedeutung. »

Jusqu'à présent, à notre connaissance, on n'a pas encore démontré expérimentalement que la faculté de produire des bourgeons (par des boutures de feuille, par exemple) est un caractère héréditaire. On a, comme nous venons de le voir, quelques indications à ce sujet (les espèces donnant facilement des bourgeons sont groupées dans quelques familles).

Il serait pourtant de la plus haute importance de déterminer si la faculté de produire des bourgeons est transmissible héréditairement. En effet, une telle constatation entraînerait des conséquences importantes au point de vue théorique en montrant que les caractères de la cellule jouent un rôle primordial dans la néoformation et en ouvrant un champ d'investigation absolument vierge dans l'étude de la néoformation (ce caractère héréditaire est-il lié au protoplasme ou au chromosome; dans ce cas, peut-on déterminer à quel chromosome il se rattache?). Cette constatation aurait aussi une grande importance pratique en fournissant un guide sûr dans l'obtention des hybrides que l'on désire.

Dans l'expérience suivante, nous montrons que la faculté de néoformation de bourgeons par des boutures de feuille est :

- 1° Un caractère héréditaire;
- 2° Un caractère héréditaire dominant.

EXPÉRIENCE 14. — Pour réaliser cette expérience, il faut pouvoir disposer d'un grand nombre d'hybrides du même genre et comparer la faculté de néoformation de bourgeons chez les parents et chez l'hybride.

L'Institut de Botanique de l'Université de Liège possède heureusement une des plus belles collections de Bégonias d'Europe. Cette collection est constituée en grande partie d'hybrides obtenus par M. Chevalier, jardinier en chef de l'Institut de Botanique. Nous le remercions pour l'obligeance avec laquelle il nous a fourni les renseignements nécessaires à la réalisation de cette expérience.

Dans une couche, sur de la cendre, nous avons placé des

TABLEAU IX.

Caractère héréditaire de la néoformation des bourgeons.

HYBRIDES.	MERE.	PERE.
<i>♂ et ♀ donnent des bourgeons :</i>		
Carolinae (+)	Acuminata (+)	Nitida (+)
Colonel Six (+)	Caroliniaefolia (+)	Heracleifolia (+)
Erythrophylla (+)	Hydrocotylefolia (+)	Manicata (+)
Heracleicotyle (+)	Heracleifolia (+)	Hydrocotylefolia (+)
<i>♂ ou ♀ donnent des bourgeons :</i>		
Administrateur Dehalu (+)	Duchartrei (—)	Princeps (+)
Leodiense (+)	Echinosepala (—)	Princeps (+)
Abel Carrière (+)	Rex (+)	Discolor (?)
Directeur H. Chevalier (+)	Metallica (—)	Princeps (+)
Legia (+)	Acuminata (+)	Semperflorens var. Carmen (—)
<i>♂ et ♀ ne donnent pas de bourgeons :</i>		
Prince de Liège (—)	Forgetiana (—)	Corallina (—)
Gabrielle Petit (—)	Corallina (—)	Undulata (—)
Professeur Gravis (—)	Corallina (—)	Dichroa (—)
Général Leman (—)	Comte de Miribel (—)	Dichroa (—)
Credneri (—)	Scharffiana (—)	Metallica (—)
Centenaire (—)	Hugelii (—)	Scharffiana (—)

(+) = production de bourgeons.

(—) = pas de production de bourgeons.

(?) = espèce non expérimentée.

feuilles de tous les Bégonias, parents et hybrides, dont la généalogie était parfaitement connue grâce à M. Chevalier.

Le tableau IX donne les résultats.

Il met en évidence les points suivants :

1° Si aucun des deux parents ne possède la faculté de donner des bourgeons, l'hybride qui en résulte ne la possède pas non plus;

2° Si un des deux parents possède cette faculté, l'hybride la possède aussi.

Cette expérience montre l'importance de la qualité du bagage héréditaire dans les phénomènes de néoformation. On peut dire que dans ces recherches elle ouvre un nouveau domaine d'investigations.

Cette expérience montre bien que la qualité de la cellule joue un rôle de tout premier ordre dans les phénomènes de néoformation. Après avoir mis ce point en évidence par la comparaison d'une espèce avec l'autre, voyons maintenant si chez la même espèce la qualité de la cellule (âge, nature du tissu) intervient aussi dans la néoformation des bourgeons.

B. — Influence de l'âge de la feuille et de la plante.

Au début de nos recherches sur la néoformation par *Begonia Rex*, nous avons constaté que les grandes feuilles constituent un matériel plus favorable que les petites, parce qu'elles donnent plus facilement des bourgeons

Si l'on suit le développement d'une plante à partir d'un bourgeon de néoformation, on constate une gradation dans la taille des feuilles: les premières feuilles formées restent petites, les suivantes sont de plus en plus grandes et finissent par atteindre la taille carac-

téristique des feuilles de *Begonia Rex* ⁽¹⁾. Leurs particularités dépendent de l'âge du méristème qui les a formées (R. BOUILLENNE, 1928, 8). Au sommet de la plante, on trouve également de petites feuilles, même sur la plante âgée. Mais ces petites feuilles diffèrent profondément des petites feuilles formées au début du développement de la plante. Ce sont des feuilles en voie de croissance. Elles se distinguent des feuilles adultes par une plus grande turgescence, un pétiole proportionnellement plus gros, des poils plus raides, un limbe foliaire petit.

Au point de vue du développement de la plante on peut distinguer deux catégories de feuilles :

1° Des feuilles provenant d'un méristème de plantes jeunes.

2° Des feuilles provenant d'un méristème de plantes adultes.

Au point de vue de l'âge de ces feuilles on peut également distinguer deux sortes de feuilles qui se rencontrent sur les plantes jeunes comme sur les plantes vieilles :

a) à la base, des feuilles adultes qui ont terminé leur croissance;

b) au sommet, des feuilles jeunes qui viennent d'être formées et qui sont en pleine croissance.

EXPÉRIENCE 15. — Dans l'expérience suivante, nous étudions la faculté de néoformation de ces diverses sortes de feuilles.

Pour cela, nous avons mis en néoformation dans une couche, sur de la cendrée, les feuilles provenant de plantes jeunes (séries I et II) et de plantes adultes (série III).

Dans le tableau X, qui donne les résultats, nous avons

(1) Cette taille caractéristique dépend des conditions de culture de la plante (engrais, lumière, humidité, température).

TABLEAU X.

Influence de l'âge de la feuille sur son pouvoir de néoformation.

Série	17 jours	24 jours	36 jours	59 jours	67 jours	92 jours	108 jours
	P P _p	P P _p	P P _p	P P _p	P P _p	P P _p	P P _p

I. — *Plantes jeunes.*

1	0 0	0 0	+ 0	+ 2 b	+ +	+++ +	+++ +
2	0 0	0 0	+ 0	++ 0	++ 0	++ 0	++ 0
3	0 0	0 0	++ 0	+++ 0	+++ 0	+++ 0	+++ 0
4	0 0	0 0	0 0	2 b 0	+ 0	+ 0	+ 0
5	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0

II. — *Plantes jeunes.*

1	0 0	+ 0	++ 0	++ 3 b	++ +	++ +	++ +
2	0 0	+ 0	++ 0	+++ 4 b	+++ ++	+++ +++	+++ +++
3	0 0	+ 0	++ 0	++ 3 b	+++ +	++ ++	++ ++
4	0 0	+ 0	++ 0	+++ 5 b	+++ ++	++ +++	++ +++
5	0 0	+ 0	+ 0	+ 2 b	+ +	++ ++	++ ++
6	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0
7	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0

III. — *Plantes adultes.*

1	x x	—	—	—	—	—	—
2	0 +++	0 +++	0 +++	0 +++	0 +++	0 +++	0 +++
3	0 +++	0 +++	0 +++	0 +++	0 +++	0 +++	0 +++
4	0 0	0 0	1 b 0	1 b 0	1 b 0	1 b 0	1 b +
5	x x	—	—	—	—	—	—

Légende :

2 b = 2 bourgeons.

+ = quelques bourgeons.

++ = nombreux bourgeons.

+++ = très nombreux bourgeons.

x = nécrosé.

P = pétiole.

P_p = point pétioleaire.

disposé dans chaque série les feuilles dans leur ordre d'apparition sur la tige. Les premiers numéros sont donc des feuilles adultes, complètement développées. Les numéros I₄ et I₅, II₆ et II₇, III₄ et III₅, sont les feuilles les plus jeunes, qui n'ont pas encore terminé leur ontogénèse et ont continué à croître pendant l'expérience.

L'examen de ce tableau montre que les feuilles jeunes ont une faculté de néoformation moindre que les feuilles adultes et que les feuilles provenant de méristèmes jeunes produisent des néoformations moins facilement que les feuilles provenant de méristèmes adultes.

Des feuilles qui n'ont pas terminé leur ontogénèse et qui continuent à croître au cours de l'expérience ne donnent pas de bourgeons (I₅ et II₆ et II₇) ou donnent des bourgeons seulement après 36 jours (III₄) et 59 jours (I₄), alors que le temps moyen d'apparition des bourgeons est de 15 jours.

L'endroit d'apparition des bourgeons est également intéressant à signaler. Dans les boutures de feuille généralement utilisées par les jardiniers pour la propagation de *Begonia Rex*, les bourgeons se développent abondamment au point pétioleaire et c'est à partir de ces bourgeons que sont obtenues les nouvelles plantes. Dans la série III (feuille de plante adulte) il en est de même. Après 17 jours, de très nombreux bourgeons sont apparus au point pétioleaire des morceaux III₂ et III₃).

Dans les séries I et II (plantes jeunes), au contraire, les bourgeons n'apparaissent que tardivement au point pétioleaire. Ils se forment en premier lieu à l'extrémité du pétiole. La jeune feuille III₄ se comporte d'ailleurs de même. Il y a donc là des propriétés des cellules épidermiques du point pétioleaire qui

dépendent de l'état du méristème d'où vient la feuille et de l'état de développement de cette feuille.

Ce résultat est encore difficile à interpréter à l'heure actuelle. Nous formulons l'hypothèse de travail suivante :

Les cellules épidermiques provenant du méristème ont la capacité de donner naissance à un méristème semblable à celui dont elles dérivent. Cependant, ces cellules doivent avoir atteint un certain état de « maturité » avant de manifester ce pouvoir ⁽¹⁾.

De même, une cellule-œuf, virtuellement totipotente, ne manifeste ses potentialités que lorsqu'elle a atteint un certain état de maturité.

Notre hypothèse oriente les recherches vers la détermination des différences physico-chimiques (métabolisme, perméabilité, etc.) entre une cellule épidermique complètement différenciée, une cellule épidermique de jeune feuille et une cellule épidermique encore méristématique. Il est permis d'espérer que cette façon d'attaquer le problème permettra même d'apporter des éclaircissements sur les phases de maturation de l'œuf végétal, phases qui sont si difficiles à suivre dans la cellule-œuf, enfouie dans les tissus de l'ovule.

Pour le moment nous voulons surtout insister sur le fait que cette expérience, comme la précédente, met en relief l'importance du facteur cytologique dans la formation des bourgeons.

(1) LUGOWI (1936, 63) montre que chez *Scorzonera Tau-Saghyz*, les toutes jeunes racines ne peuvent donner de bourgeons, alors que les racines adultes en forment abondamment. Nous avons fait la même observation chez *Cichorium Intybus*.

C. — Relation entre l'épiderme et les autres tissus de la feuille
dans la production des bourgeons.

Nous venons de voir que la faculté de néoformation est héréditaire et dépend de l'état des cellules qui vont donner les bourgeons.



A



B

FIG. 35.

A. La partie hachurée indique l'endroit où l'épiderme a été enlevé. Les bourgeons apparaissent latéralement, des deux côtés de la nervure. — B. Extrémité proximale du morceau de feuille.

Nous posons maintenant les questions : l'épiderme qui donne naissance aux bourgeons est-il indispensable à cette néoformation ? D'autres tissus peuvent-ils le remplacer ? D'autres tissus sont-ils nécessaires à la constitution de ces bourgeons ?

On sait (p. 185) que les bourgeons sont localisés à l'extrémité proximale, sur l'épiderme situé au-dessus de la nervure principale. Qu'advient-il si nous enlevons cet épiderme ? Le tissu parenchymateux sous-jacent va-t-il donner naissance à des bourgeons ?

EXPÉRIENCE 16. — Sur cinq morceaux de feuille, nous avons donc enlevé l'épiderme au-dessus de la grosse nervure, à l'extrémité proximale. Dans ces conditions, nous avons constaté que :

1° Aucun bourgeon n'est apparu sur la nervure là où l'épiderme a été enlevé;

2° Les bourgeons se sont développés sur les deux côtés de la nervure, à partir de l'épiderme laissé intact (fig. 35).

EXPÉRIENCE 17. — Pour préciser les conditions expérimentales, nous avons découpé cinq autres morceaux de feuille de telle façon qu'un tronçon de la nervure principale soit isolé de son parenchyme tout en gardant le contact avec le restant du morceau de feuille. Sur ce tronçon de nervure, nous avons enlevé tout l'épiderme interne.

Dans ces conditions, nous avons constaté qu'aucun bourgeon n'est apparu à la face interne de la nervure, sans épiderme. Par contre, des bourgeons sont apparus à la face externe, qui a conservé son épiderme, ainsi qu'à la face interne du morceau de feuille, à partir de l'endroit où l'épiderme interne n'a pas été enlevé (fig. 36).

Nous concluons de ces deux expériences que l'épiderme est indispensable à la néoformation des bourgeons chez *Begonia Rex* ⁽¹⁾.

(1) Une expérience en partie semblable a été réalisée par HARIG (1931, 36). Il montre que sur une feuille de *Begonia Rex* l'enlèvement de l'épiderme au-dessus de la nervure empêche la formation des bourgeons.

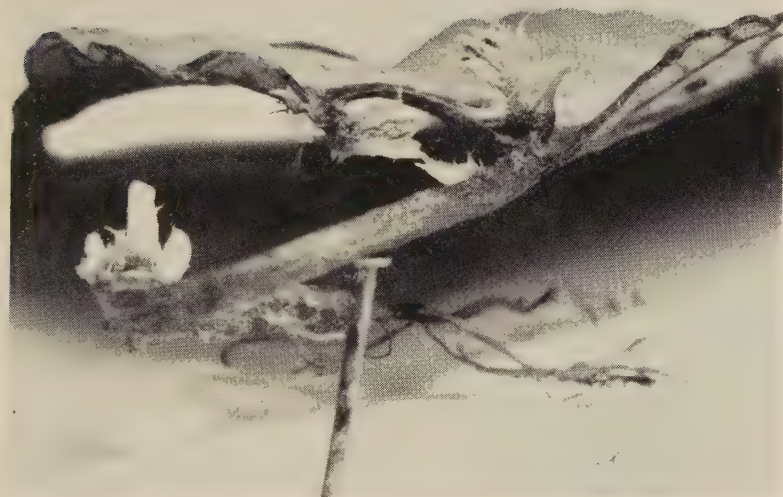


Photo R. Sauveur.

FIG. 36. — L'épiderme interne (face supérieure) enlevé sur le morceau de nervure isolée du limbe : les bourgeons apparaissent sur la face externe, à l'extrémité de la nervure (à gauche), et à partir de l'épiderme interne laissé intact, là où le limbe n'a pas été enlevé (à droite).

Pour analyser les rapports entre l'épiderme qui donne naissance aux bourgeons et les autres tissus de la plante, nous posons la deuxième question : la nervure au-dessus de laquelle apparaissent les bourgeons est-elle également indispensable à la néoformation de ces bourgeons ?

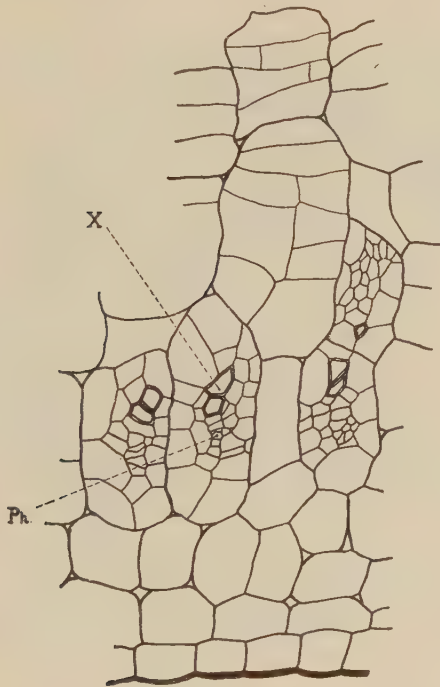


FIG. 37A. — Coupe transversale dans un lambeau d'épiderme et de parenchyme isolé de la nervure. Les cellules parenchymateuses de la périphérie montrent de nombreuses divisions de cicatrisation. Quatre cellules parenchymateuses ont donné naissance à une sorte de petit faisceau libéro-ligneux avec phloème (Ph) et xylème (X) (expérience 18).

EXPÉRIENCE 18. — Dans une première expérience, nous enlevons, avec une lame de rasoir Gillette, la grosse nervure

médiane, en laissant l'épiderme intact. Nous voyons que des bourgeons apparaissent en grand nombre sur cet épiderme, alors que la nervure sous-jacente a été enlevée (fig. 39, C₂).

Dans une seconde expérience, nous avons non seulement enlevé cette nervure, mais aussi le limbe qui se trouve des deux côtés de la nervure ⁽¹⁾.

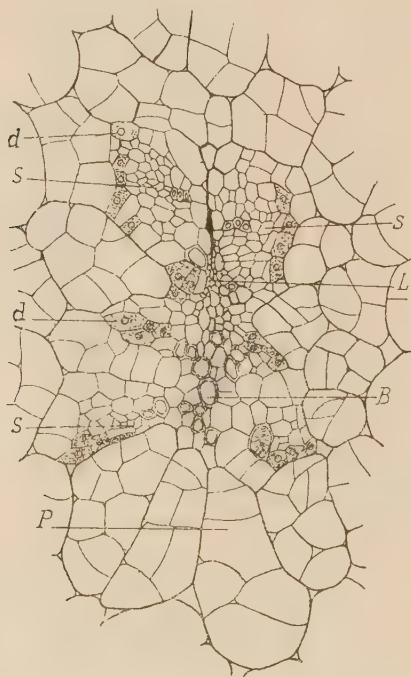


FIG. 37B. — Coupe transversale dans un pétiole tubérisé de *Haemanthus*. Chaque « satellite » libéro-ligneux » semble aussi provenir des divisions successives d'une cellule parenchymateuse (d'après Louay, 1928).

(1) On peut, en effet, supposer que des substances venant des nervures transversales s'accumulent là où l'on a enlevé la nervure principale.

Nous avons donc laissé un lambeau d'épiderme et quelques cellules de parenchyme en contact avec le morceau de feuille.

Dans ces conditions, ce lambeau a formé des bourgeons ⁽¹⁾ (fig. 39. C₃).

Cependant, dans cette expérience, le lambeau d'épiderme et de parenchyme est resté en contact avec le morceau de feuille.

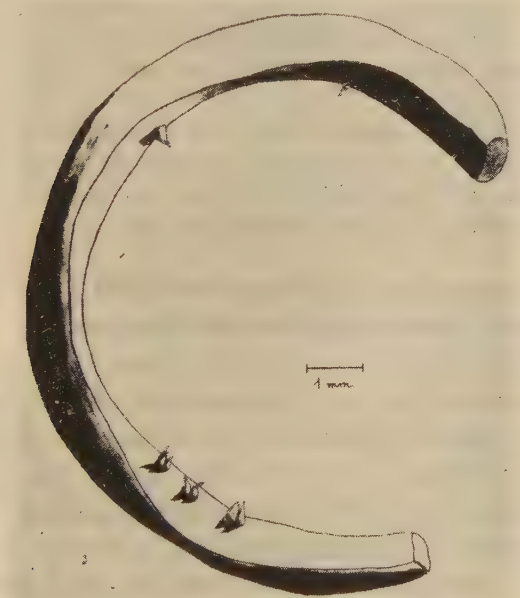


FIG. 38. — Lambeau d'épiderme et de parenchyme venant d'une plante mise à l'obscurité pendant 8 jours. Le lambeau est resté à l'obscurité et a formé neuf bourgeons.

EXPÉRIENCE 19. — Dans l'expérience suivante, nous avons isolé plusieurs lambeaux, composés de l'épiderme et des

(1) Signalons que les cellules parenchymateuses de ce lambeau privé de sa nervure ont donné naissance à des formations histologiques intéressantes, ayant une grande ressemblance avec les « satellites libéro-ligneux » décrits par LONAY (1928, 67) (fig. 37). Rappelons aussi une observation analogue de WINKLER (1908, 116) sur *Torenia Asiatica* (p. 189).

cellules parenchymateuses sous-jacentes, et nous les avons placés sur papier-filtre imbibé d'eau de la distribution, dans des boîtes de Pétri. Ces lambeaux ont formé des bourgeons à partir de l'épiderme. Aucun lambeau n'a produit de racine (fig. 39, D).

EXPÉRIENCE 20. — Enfin, dans une dernière expérience, nous avons mis une plante de *Begonia Rex* pendant huit jours dans une chambre noire, de façon à épuiser les feuilles des substances photosynthétiques qu'elles contiennent. Nous avons ensuite prélevé des lambeaux sur les feuilles de cette plante et nous les avons placés sur papier-filtre dans des boîtes de Pétri, les uns à la lumière, les autres à l'obscurité.

A la lumière, presque tous les lambeaux sont restés vivants (7 sur 10) et ont produit des bourgeons, mais pas de racines. A l'obscurité, un seul est resté vivant et a donné des bourgeons et pas de racines (fig. 38).

Nous concluons que la nervure n'est pas indispensable pour la néoformation des bourgeons.

La figure 39 résume les résultats de cette série d'expériences: ils nous permettent de préciser les relations entre l'épiderme qui donne des bourgeons et les autres tissus de la feuille : parenchyme, tissus vasculaires. Si l'épiderme est indispensable pour la néoformation des bourgeons, les tissus vasculaires ne sont pas nécessaires. **Il y a tout ce qu'il faut pour donner des bourgeons dans un lambeau d'épiderme et de parenchyme isolé de la plante, même après un séjour prolongé à l'obscurité.**

Nous pouvons aussi conclure de cette expérience que si des conditions de disette prolongée sont défavorables au maintien des tissus en bonne santé (tous les lambeaux, sauf un, sont morts à l'obscurité continue), elles n'empêchent cependant pas la production des bourgeons, puisque ce lambeau en a formé.

Revenant sur les conclusions du chapitre II, nous pouvons dire maintenant que la localisation des bourgeons à l'extrémité proximale des morceaux de feuille n'est pas due à l'accumulation à cet endroit de « substances formatrices », puisque la nervure n'est pas nécessaire pour que ces bourgeons se forment. Ces

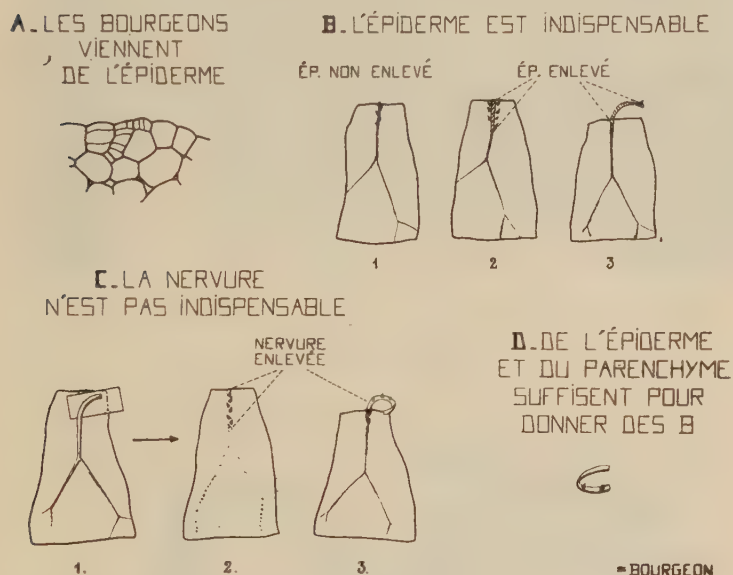


FIG. 39. — Schéma général des rapports entre épiderme et nervure dans la néoformation des bourgeons.

expériences renforcent considérablement l'hypothèse d'après laquelle le développement des bourgeons à l'extrémité proximale serait dû au départ de substances inhibitrices qui, transportées par la nervure, viendraient s'accumuler à l'extrémité distale du morceau de feuille et y inhiber la production des bourgeons.

D. — **Essai pour faire donner des bourgeons à des plantes qui n'en forment pas normalement.**

Nous avons vu que le caractère de néoformation des bourgeons est héréditaire dans les *Bégonias*. Y-a-t-il dans le jus de plantes donnant des bourgeons des substances capables de provoquer des bourgeons sur des *Bégonias* ne formant pas de bourgeon ?

Nous avons réalisé l'expérience suivante :

EXPÉRIENCE 21. — Des plantes de différents *Bégonias* (tableau XI) plongent par leur pétiole dans un jus de feuille de *Begonia princeps*, *Bégonia* qui forme facilement des bourgeons. D'autres feuilles plongent par leur base dans une solution de « colombine » ⁽¹⁾ à 1 %.

Les résultats sont donnés dans le tableau XI.

TABLEAU XI.

Action du jus de « *Begonia Princeps* » et de la « colombine » sur divers *Bégonias*.

	Jus de <i>Begonia Princeps</i> .	Colombine.
<i>Begonia sanguinea</i>	o	o
<i>Begonia centenaire</i>	o	o
<i>Begonia undulata</i>	o	o
<i>Begonia Lucerne</i>	o	o
<i>Begonia maculata</i>	o	o
<i>Begonia Chevalier</i>	o	o
<i>Begonia Credneri</i>	o	o

o = pas de bourgeon.

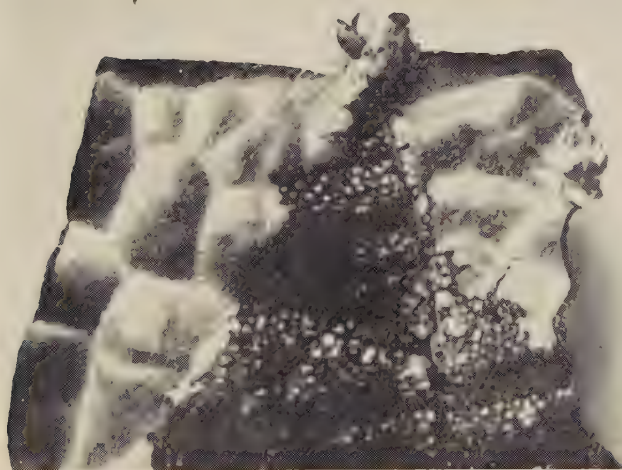
L'expérience est arrêtée après 70 jours.

Le tableau montre que le jus de *Begonia Princeps*, pas plus que la « colombine » ne réussit à provoquer

(1) Nous verrons que la « colombine » augmente de façon étonnante la production des bourgeons chez *Begonia Rex*. Voir p. 288 la façon de préparer cette solution.



A



B

Photos R. Sauveur.

FIG. 40.

A. Dispositif général de l'expérience.

Dans la chambre supérieure : courant d'air (extrémité proximale).

Dans la chambre inférieure : courant d'azote (extrémité distale).

A gauche, la bonbonne d'azote.

B Bourgeons à l'extrémité distale d'un morceau de feuille
(influence de l'anaérobiose).

la formation de bourgeons sur des feuilles qui n'en forment pas normalement.

Ce résultat négatif laisse persister tout entière l'importance du facteur cytologique dans la néoformation des bourgeons.

Toutes les expériences exposées dans ce paragraphe mettent en évidence le rôle fondamental du facteur cytologique dans la production des bourgeons. Cette production est conditionnée principalement par les qualités des cellules qui forment ces bourgeons : hérédité, âge des cellules, nature des cellules.

2. Production expérimentale des bourgeons à l'extrémité distale des morceaux de feuille.

A. — Influence de l'anaérobiose.

Dans le chapitre I^{er}, nous avons vu que le développement des bourgeons marginaux des feuilles de *Bryophyllum* peut être provoqué par les moyens les plus divers, sans qu'il soit nécessaire de supprimer l'action inhibitrice de l'apex. Ces expériences sont particulièrement intéressantes, parce qu'elles montrent qu'il y a moyen de « réveiller » un bourgeon latent et que l'étude des conditions de ce réveil peut apporter des données précieuses sur les conditions physiologiques d'un méristème en voie de développement.

Dans l'expérience 9 nous avons réussi, pour la première fois à notre connaissance, à modifier la polarité des feuilles manifestant nettement ce phénomène : nous avons provoqué l'apparition de bourgeons à l'extrémité distale des morceaux de feuille en les plongeant dans de l'eau.

Il est probable qu'une analyse des conditions qui

ont amené ce résultat nous éclairerait sur les causes de la production des bourgeons.

Nous avons dit que les conditions réalisées sont complexes parce que :

1° Elles modifient le contenu en eau des tissus à l'extrémité distale;

2° Elles empêchent la cicatrisation de cette extrémité;

3° Elles placent l'extrémité distale dans des conditions d'anaérobiose plus ou moins complète.

Nous savons déjà que le facteur contenu en eau n'intervient pas en ordre principal (expérience n° 10).

L'absence de cicatrisation ne serait-elle pas plus importante, en permettant la diffusion dans l'eau de substances inhibitrices passées à l'extrémité distale ?

Cette éventualité est peu probable, car nous avons vu que l'inhibition ne se transmet pas par une substance diffusible dans l'agar. Cependant, pour contrôler cette hypothèse, nous avons réalisé l'expérience suivante :

EXPÉRIENCE 22. — Des morceaux de feuille fraîchement coupés sont placés dans des vases de telle façon que l'extrémité distale plonge dans de l'eau des canalisations de la ville. Cette extrémité, comme nous l'avons vu, ne se cicatrise pas.

D'autres morceaux de feuille sont laissés à l'air libre pendant trois jours. Après ce temps, l'extrémité distale s'est cicatrisée et ces morceaux de feuille sont alors placés dans les mêmes conditions que ceux de la première série, l'extrémité distale plongeant dans l'eau.

Le tableau XII indique les résultats.

Nous voyons que ce n'est pas l'absence de cicatrisation qui provoque l'apparition des bourgeons à

l'extrémité distale. En effet, dans la deuxième série, où l'extrémité distale est cicatrisée, il y a aussi production de bourgeons.

TABLEAU XII.

MORCEAU DE FEUILLE.	Extrémité distale dans l'eau.		Laissé 3 jours à l'air, puis extrém. distale dans l'eau.	
	Proximal.	Distal.	Proximal.	Distal.
1	b 14	b 21	b 24	b 21
2	b 14	b 21	b 14	b 21
3	b 14	b 21	b 14	b 21
4	b 14	b 21	b 14	o
5	b 28	b 28	b 14	b 28

b = néoformation de bourgeons.

14 = nombre de jours après le début de l'expérience.

Il nous reste donc à contrôler l'influence des conditions d'anaérobiose plus ou moins complète où se trouve l'extrémité distale plongeant dans l'eau.

Pour contrôler cette conclusion nous avons réalisé l'expérience suivante :

EXPÉRIENCE 23. — L'extrémité distale de treize morceaux de feuille est plongée rapidement dans un bain de paraffine fondant à 35° et chauffé à 40°. En se refroidissant la paraffine recouvre l'extrémité distale d'une mince bande de 2 à 3 centimètres de largeur, parfaitement adhérente à l'épiderme de la feuille. Les morceaux de feuille sont ensuite mis en couche, sur de la cendrée.

Dix-neuf jours après le début de l'expérience, on enlève la paraffine de l'extrémité distale des morceaux de feuille pour permettre le développement éventuel des bourgeons à cet endroit. A ce moment on constate que l'extrémité proximale a produit des bourgeons et des racines; un morceau de feuille a développé un bourgeon sous la paraffine, à son extrémité distale; deux morceaux de feuille ont leur extrémité distale nécrosée; 10 morceaux de feuille ont leur

extrémité distale bien vivante, sans bourgeons visibles à la loupe. Pour éliminer l'action inhibitrice possible des bourgeons développés à l'extrémité proximale, on les enlève ⁽¹⁾.

A la fin de l'expérience (trente-six jours après le début), l'extrémité distale de deux morceaux de feuille est nécrosée; trois morceaux de feuille ne montrent aucune modification à l'extrémité distale, huit morceaux de feuille ont développé des bourgeons à l'extrémité distale, mais pas de racines.

Il est donc vraisemblable que ce sont les conditions d'anaérobiose, provoquée par l'application d'une couche de paraffine sur l'extrémité distale, qui ont amené la néoformation des bourgeons à cet endroit.

L'expérience suivante démontre d'une façon indiscutable que des conditions d'anaérobiose peuvent faire apparaître des bourgeons à un endroit où il ne s'en forme habituellement pas (l'extrémité distale du morceau de feuille) :

EXPÉRIENCE 24. — Nous utilisons un appareil constitué par deux chambres étanches, séparées par un bouchon à travers lequel un morceau de feuille est scellé dans du plâtre de Paris. L'extrémité proximale du morceau de feuille se trouve dans la chambre supérieure à travers laquelle passe un courant d'air humidifié. L'extrémité distale plonge dans la chambre inférieure, à travers laquelle passe un courant d'azote humidifié ⁽²⁾ (fig. 40, A).

Nous avons réalisé deux séries d'expériences. Dans la première, nous avons fait passer un courant continu d'azote pendant les 21 jours qu'a duré l'expé-

(1) Dans une expérience témoin, nous avons contrôlé que cet enlèvement des bourgeons à l'extrémité proximale ne modifie pas la polarité des morceaux de feuille.

(2) Rappelons que la pesanteur ne modifie pas la localisation des bourgeons à l'extrémité proximale (p. 246).

rience. Dans la seconde, un courant continu d'azote a traversé la chambre inférieure pendant 41 heures. Nous avons ensuite fait passer alternativement de l'air pendant le jour et de l'azote pendant la nuit. De cette façon, nous rendions possible la photosynthèse à l'extrémité distale des morceaux de feuille. Parallèlement, nous plaçons 10 morceaux de feuille témoins en couche, sur de la cendrée, réalisant ainsi les conditions où se forment habituellement les bourgeons.

Le tableau VIII donne les résultats.

Le tableau montre nettement que des conditions d'anaérobiose plus ou moins complètes font apparaître des bourgeons à l'extrémité distale des morceaux de feuille (fig. 40, B).

Nous voyons aussi qu'une anaérobiose trop complète (série I) ne permet pas le développement de ces bourgeons, mais seulement la formation d'ébauches de bourgeons.

Remarquons cependant que, même dans la série I, les tissus de l'extrémité distale ne se trouvent vraisemblablement pas en anaérobiose complète. En effet, il peut y avoir passage d'air de la chambre supérieure à la chambre inférieure par les méats intercellulaires.

L'influence de l'anaérobiose peut encore être mise en évidence d'une manière très simple de la façon suivante :

EXPÉRIENCE 25. — Des morceaux de feuille sont mis dans une boîte de Pétri avec un peu d'eau. La boîte de Pétri n'est ouverte qu'à la fin de l'expérience, soit après un mois. Pendant ce temps, tout le morceau de feuille est resté dans des conditions d'anaérobiose partielle, puisque la respiration du morceau de feuille utilise progressivement l'O₂ de

TABLEAU XIII.
Des conditions d'anaérobiose provoquent la formation de bourgeons à l'extrémité distale.

Numéro d'ordre du morceau de feuille.	Série I.		Série II.		Témoins en couche sur cendrées.	
	Courant d'azote continu.		Courant d'azote continu pendant 41 h., puis alterna- tivement air pendant le jour, azote pendant la nuit.		Proximal dans air.	Distal dans air.
	Proximal dans air.	Distal dans azote.	Proximal dans air.	Distal dans azote.		
1	—	—	—	b	b	o
2	b	d	—	b	b	o
3	b	e	b	b	b	o
4	b	d	b	b	b	o
5	b	e	—	b	b	o
6	b	o	b	b	b	o
7	b	e	b	b	b	o
8	b	o	b	b	b	o
9	—	—	—	b	b	o
10	—	—	b	b	b	o

— = extrémité nécrosée.

o = pas de bourgeon.

b = bourgeon parfaitement constitué.

d = divisions dans les cellules épidermiques, préliminaires à la formation de bourgeons.

e = ébauche méristématique d'un bourgeon.

la boîte, qui ne peut se renouveler que très difficilement, la boîte étant laissée fermée ⁽¹⁾.

La polarité des morceaux de feuille a entièrement disparu. Il y a un nombre extraordinaire de bourgeons *tout*



FIG. 41. — Dessin à la chambre claire d'un morceau de feuille mis en boîte de Pétri fermée pendant un mois : les bourgeons représentés par les points noirs, se sont développés même en dehors des ramifications des nervures.

le long de la nervure principale, parfois sur les nervures secondaires ⁽²⁾.

La figure 41 représente un cas particulièrement intéressant. Toutes les nervures, même les plus fines,

(1) Pendant le jour, il y a évidemment production d'O₂ par photosynthèse. Mais cette production est à peu près balancée par la respiration pendant le jour. Pendant la nuit, la respiration continue sans photosynthèse.

(2) L'appauvrissement de l'atmosphère en O₂ n'explique-t-elle pas en partie l'arrêt de croissance, après un certain temps, des cultures de micro-organismes en boîte de Pétri?

ont été dessinées à la chambre claire ⁽¹⁾ ainsi que tous les bourgeons. On voit très nettement que dans ce cas les bourgeons ne sont plus localisés sur les nervures principales, ni même sur les nervures les plus fines, mais peuvent prendre naissance au-dessus du limbe, là où ne se trouve aucune nervure.

Nous attirons particulièrement l'attention sur ce résultat qui met une fois de plus en évidence l'influence du facteur cytologique dans la formation des bourgeons.

Cette expérience démontre, en effet, que **pratiquement toutes les cellules épidermiques de la feuille de *Begonia Rex* ont le pouvoir de donner des bourgeons** ⁽²⁾ et que cette potentialité est libérée quand on met le morceau de feuille dans des conditions d'anaérobiose partielle.

Comment pouvons-nous interpréter l'action de l'anaérobiose sur la production des bourgeons. Nous préférons attendre les résultats de nos recherches sur le métabolisme (chapitre IV) avant de nous prononcer à cet égard. Faisons remarquer cependant que les conditions d'anaérobiose provoquent des modifications intenses du métabolisme des tissus de l'extrémité distale et que ces modifications interviennent vraisemblablement dans la production des bourgeons à cet endroit.

(1) Pour permettre le dessin des toutes fines nervures, le morceau de feuille a été mis à l'alcool absolu pendant un jour; à l'eau distillée pendant un jour; au liquide éclaircissant (mélange de KOH et d'eau de Javelle) pendant un jour; lavé à nouveau à l'eau distillée pendant un jour et remis à l'alcool absolu.

(2) SMITH (1918, 89) fait la même observation chez *Begonia Phyllomaniaca* : « The proliferation at times is so much like a forest that one must assume that the whole surface (*epidermis*) of immature is full of cells capable of growing into new plants... »

B. — Influence de l'engrais « colombine ».

Pendant les mois de septembre et octobre 1937, nous faisons diverses expériences pour essayer de provoquer l'apparition des bourgeons à l'extrémité



FIG. 42.

A. Face interne (supérieure) d'un morceau de feuille.

B. Face externe (inférieure) d'une plante traitée à la colombine : la polarité a disparu et les bourgeons se sont même formés sur les nervures latérales.

distale des morceaux de feuille par l'action d'un courant électrique. A notre grande surprise, pour la première fois dans nos recherches, les morceaux de

feuille témoins aussi bien que les morceaux de feuille expérimentés formaient des bourgeons à l'extrémité distale des morceaux de feuille. La polarité si nette des morceaux de feuille était disparue subitement, sans raison apparente.

EXPÉRIENCE 26. — Le tableau XIV donne les résultats de ces expériences. Sur 69 morceaux de feuille, 42 ont formé des bourgeons à l'extrémité distale aussi bien qu'à l'extrémité proximale. En outre, les bourgeons sont produits en beaucoup plus grande abondance que d'habitude. Les bourgeons ne sont plus localisés au-dessus de la nervure principale, mais apparaissent aussi sur les nervures latérales.

La figure 42 A montre la néoformation de bourgeons très nombreux tout le long de la nervure principale, à la face interne d'un morceau de feuille. La figure 42 B montre une quantité étonnante de petits bourgeons apparus sur les nervures secondaires, à la face externe d'un autre morceau de feuille.

Signalons aussi qu'à la même époque, quatre plantes de serre donnaient des bourgeons sur la feuille sans que celle-ci soit isolée de la plante, résultat contradictoire avec celui que nous avons précédemment exposé (expérience 1) et où nous montrons qu'il est indispensable d'isoler la feuille de la plante pour lui faire produire des bourgeons.

A quel facteur attribuer cette production de bourgeons sur la plante et cette disparition de polarité ?

Nous avons recherché quel traitement les plantes avaient pu subir pour manifester ces propriétés nouvelles.

Le jardinier préposé à l'entretien des *Begonia Rex* Putz., à l'Institut de Botanique, nous a appris que, du 15 mai au 15 août 1937, il avait arrosé ces plantes avec un engrais à base d'excréments de pigeon,

TABLEAU XIV.

1 ^{re} expérience			2 ^e expérience			3 ^e expérience		
n ^o d'ordre	Proxi- mal	Distal	n ^o d'ordre	Proxi- mal	Distal	n ^o d'ordre	Proxi- mal	Distal
1	+	+	1	+	+	1	+	—
2	+	—	2	+	+	2	+	—
3	+	+	3	+	+	3	+	—
4	+	—	4	+	+	4	+	—
5	+	+	5	+	+	5	+	—
6	+	—	6	+	+	6	+	+
7	+	—	7	+	+	7	+	+
8	+	—	8	+	+	8	+	+
9	+	+	9	+	—	9	+	+
10	+	+	10	+	—	10	+	+
11	+	+	11	+	+	11	+	+
12	+	+	12	+	—	12	+	+
13	+	—	13	+	+	13	+	—
14	+	—	14	+	—	14	+	+
15	+	—	15	+	+	15	+	+
16	+	+	16	+	+	16	+	—
17	+	—	17	+	+	17	+	+
18	+	+	18	+	+	18	+	—
19	+	+	19	+	+	19	+	+
20	+	—	20	+	+	20	+	—
21	+	+				21	+	+
22	+	—				22	+	—
						23	+	+
						24	+	+
						25	+	—
						26	+	—
						27	+	+

+ = néoformation de bourgeons.

— = pas de néoformation de bourgeons.

appelé colombine (1). Cet arrosage n'avait jamais eu lieu auparavant.

Comme c'est le seul traitement nouveau que les plantes aient subi au moment où elles ont montré cette exubérance extraordinaire dans la production des bourgeons, nous concluons que ce phénomène a été produit par les substances introduites avec la colombine.

Cette conclusion est confirmée par le fait qu'un *Begonia Rex* Putz., observé chez un horticulteur de Liège et montrant des bourgeons sur la plante, avait également été arrosé à la colombine.

Pour vérifier l'influence de la colombine, nous avons mis simultanément en boutures des morceaux de feuille provenant de plantes de l'Institut, arrosées à la colombine, et des morceaux de feuille provenant de plantes arrosées simplement à l'eau (2). Le tableau XV donne les résultats.

Ce tableau montre nettement que la polarité subsiste chez les plantes arrosées à l'eau, tandis qu'elle a disparu chez les plantes arrosées à la colombine.

On peut faire une objection : c'est que les *Bégonias* de M. Sladden n'appartiennent pas exactement à la même variété que ceux de l'Institut, qui sont des *Begonia Rex* type, tandis que ceux de M. Sladden sont des *Begonia Rex* hybridés.

Pour répondre à cette objection, faisons remarquer d'abord que, de 1928 à 1937, nous n'avons jamais vu

(1) Voici comment se prépare la « colombine » : on mélange un seau d'excréments de pigeon à 10 seaux d'eau; on laisse macérer pendant 15 jours et l'on utilise le liquide jaunâtre, dilué à la concentration de 10 %.

(2) Nous devons ces dernières feuilles à l'amabilité de l'éminent orchidophile M. SLADDEN. Nous tenons à l'en remercier.

TABLEAU XV.

Influence de la « colombine ».

Plantes arrosées à l'eau.			Plantes arrosées à la colombine.		
N° d'ordre.	Proximal.	Distal.	N° d'ordre.	Proximal.	Distal.
1	+	—	1	+	+
2	+	—	2	+	+
3	+	—	3	+	+
4	+	—	4	+	+
5	+	—	5	+	+
6	+	—	6	+	+
7	+	—	7	+	+
8	+	—	8	+	+
9	+	—	9	+	+
10	+	—	10	+	+
11	+	—	11	+	+
12	+	—			
13	+	—			
14	+	—			
15	+	—			

+ = néoformation de bourgeons.

— = pas de néoformation de bourgeons.

de bourgeons se développer naturellement à l'extrémité distale des morceaux de feuille, mais qu'après le traitement à la colombine (15 mai au 15 août 1937), la grande majorité des morceaux de feuille de *Begonia Rex* type ont développé des bourgeons à l'extrémité distale.

En outre, nous avons fait des boutures de feuilles d'un autre *Begonia Rex* hybride, venant de l'Institut, et également arrosé à la colombine. Sur 8 morceaux de feuille, 3 ont donné des bourgeons à l'extrémité distale, ce qui confirme notre thèse.

EXPÉRIENCE 27. — Pour nous assurer si ces résultats sont bien dus à la colombine ⁽¹⁾, nous avons soustrait un certain nombre de plantes à l'action de cet engrais et nous avons suivi la faculté de néoformation des morceaux de feuille de ces plantes pendant plusieurs mois.

Le tableau XVI donne les résultats. Il montre que la production des bourgeons à l'extrémité distale s'atténue progressivement, et à partir de juin 1938, tous les morceaux de feuille ont retrouvé leur polarité typique. Par contre, en octobre 1938, des plantes qu'on a continué à traiter à la colombine montrent des bourgeons au point pétioleaire de feuilles non isolées de la plante, dans huit cas sur dix-sept, soit près de 50 %.

TABLEAU XVI.

Le traitement à la « colombine » cesse : les morceaux de feuille retrouvent progressivement leur polarité.

	Sept.-Oct. 1937.	22/2/1938.	14/6/1938.	30/6/1938.	26/8/1938.
Nombre de morceaux de feuilles mis en expérience	69	19	35	9	10
Nombre de morceaux de feuilles avec bourgeon au distal	42	2	1	0	0

Nous pouvons donc déclarer maintenant que la colombine ajoutée en dose minime au sol où poussent les plantes, augmente de façon extraordinaire la production des bourgeons par ces plantes.

Comment interpréter cette action de la colombine ? Nous ne pensons pas que ce soit une question de nutrition. Nous avons vu, en effet (p. 274), que les conditions de nutrition ne jouent qu'un rôle accessoire dans la formation des bourgeons.

(1) On pourrait, par exemple, supposer que la perte de polarité est due à une mutation brusque des plantes de l'Institut de Botanique.

L'influence de la teneur en azote introduit avec la colombine est également secondaire, parce que :

1° Les plantes sont cultivées sur un humus de feuilles riches en azote;

2° La quantité supplémentaire d'azote fournie aux plantes par l'addition de colombine est très faible, puisque :

a) La concentration de la solution d'excréments de pigeon est de 1 %;

b) La quantité d'azote de la colombine n'est que de 1 % environ;

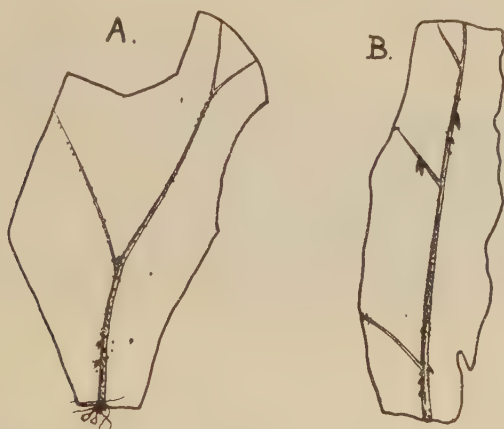


FIG. 43.

A. Morceau de feuille venant de la plante traitée à la colombine.

B. Morceau de feuille mis en anaérobiose.

Dans les deux cas, nombre très élevé de bourgeons,
plus de polarité.

c) La colombine n'est fournie qu'à la dose d'environ 1/2 litre de solution diluée par plante, tous les quinze jours.

Nous rapprochons ce résultat de celui que BENNETT et SKOOG (1938, 5) viennent d'obtenir. En injectant des extraits de levure dans des pommiers, des poiriers

et des pêcheurs, ils amènent un développement extraordinaire de bourgeons (fig. 17). On sait que ces extraits contiennent de fortes quantités de vitamines.

Nous interprétons l'action de la colombine comme due à une activation des cellules capables de former des bourgeons, activation provoquée par l'accumulation dans les feuilles de grandes quantités de vitamines.

L'action de la colombine serait assez semblable à celle de l'anaérobiose, qui provoque également une modification profonde du métabolisme. Une comparaison des résultats obtenus dans un cas comme dans l'autre est significative à cet égard (fig. 43). Dans les deux cas, perte de polarité des morceaux de feuille, production de bourgeons en quantité étonnante sur les nervures latérales comme sur la nervure principale.

C. — Influence de l'hétéroauxine.

Nous avons déjà montré que des morceaux de feuille ne produisent habituellement des bourgeons qu'à l'extrémité proximale, c'est-à-dire à l'extrémité la plus proche de la tige. Nous avons pu modifier cette « polarité » en mettant l'extrémité distale, qui ne donne pas de bourgeons, dans des conditions d'anaérobiose ou en fournissant de la « colombine » aux plantes de *Begonia*.

EXPÉRIENCE 28. — Dans l'expérience suivante, nous avons appliqué une pâte de lanoline contenant de l'hétéroauxine 3 % à l'extrémité distale de morceaux de feuille de *Begonia Rex*. Nous avons appliqué cette pâte contenant l'hétéroauxine à l'extrémité distale de cinq morceaux de feuille.

Sur dix autres morceaux de feuille, nous avons appliqué de la lanoline additionnée d'eau distillée. Enfin, cinq morceaux de feuille n'ont subi aucun traitement.

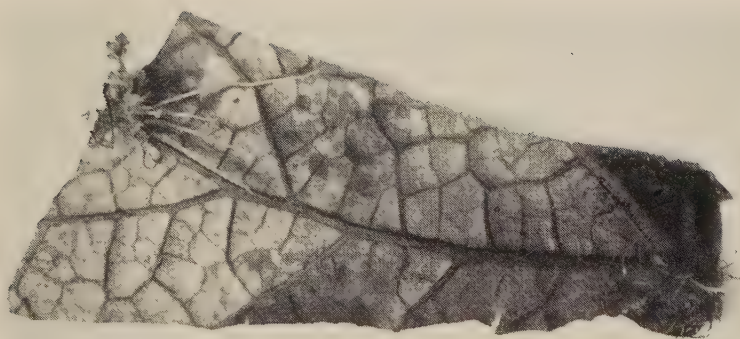


FIG. 44. — Production de bourgeons et de racines
à l'extrémité distale par application d'hétéroauxine

Dans le tableau XVII nous donnons les résultats à l'extrémité distale, non seulement pour la néoformation des bourgeons, mais aussi pour la néoformation des racines. Chaque morceau de feuille a formé des racines et des bourgeons à son extrémité proximale.

Dans chaque cas, l'hétéroauxine a provoqué la néoformation de racines à l'extrémité distale, qui n'en donne habituellement pas. Dans trois cas sur cinq, on observe aussi la néoformation de bourgeons.

TABLEAU XVII.

L'hétéroauxine fait apparaître des bourgeons et des racines à l'extrémité distale.

TEMOINS.		EXPERIENCE.
Pas de traitement.	Lanoline+eau.	Lanoline+hétéroauxine.
o	o o	r+b
o	o o	r
r+b (1)	o o	r+b
o	o o	r
o	o o	r+b

r = formation de racines.

b = formation de bourgeons.

La figure 44 montre la production de racines et de bourgeons à l'extrémité distale (vers la gauche) du morceau de feuille. On voit également que ces bourgeons se sont bien développés.

Nous pensons que l'action de l'hétéroauxine est indirecte et qu'elle agit simplement comme un activateur des mitoses cellulaires. L'action de l'hétéroauxine semble donc être assez semblable à celle de l'anaérobiose ou de la colombine.

(1) Cas tout à fait exceptionnel d'un témoin formant racines et bourgeons à l'extrémité distale.

Conclusions générales du chapitre III.

Les expériences décrites dans ce chapitre, mettent en relief l'importance primordiale du facteur cellulaire dans la néoformation des bourgeons. Nous avons montré que la néoformation est héréditaire, qu'elle dépend de l'état (âge des feuilles) et de la nature (épiderme ou tissus vasculaires) des cellules. Nous avons aussi montré que des facteurs externes (anaérobiose, colombine, hétéroauxine) peuvent provoquer la formation de bourgeons à des endroits où il ne s'en développe habituellement pas. Nous avons conclu que ce résultat est vraisemblablement dû à une activation du métabolisme de ces cellules.

Nous sommes ainsi naturellement amené à étudier les caractéristiques du métabolisme de tissus capables de former des bourgeons. Ce sont les résultats de ces recherches que nous donnons dans le chapitre suivant.

CHAPITRE IV.

LE METABOLISME (RESPIRATION, FERMENTATION) DES BOURGEONS DE NEOFORMATION.

L'étude du métabolisme des tissus formant des bourgeons est délicate à réaliser. En effet, il faut arriver à dissocier le métabolisme des tissus qui ne donnent pas de bourgeons de celui des tissus qui en donnent. Sur un morceau de feuille de *Begonia Rex*, la quantité de tissus formant des bourgeons est minime par rapport à la quantité de tissus du reste de la feuille. On se rend donc facilement compte des difficultés matérielles considérables que présente

l'étude du métabolisme de fragments d'épiderme de feuille.

Dans cette recherche, nous avons utilisé deux techniques pour essayer de trouver une méthode expérimentale convenant au problème qui nous intéresse. Il nous a semblé utile de rapporter les divers essais que nous avons effectués, afin d'éviter à d'autres les difficultés que nous avons rencontrées.

Choix du matériel.

Les conditions idéales du matériel nécessaire à ces expériences sont les suivantes :

- 1° Grande faculté de néoformation de bourgeons;
- 2° Discrimination facile entre les tissus donnant des bourgeons et ceux qui n'en donnent pas;
- 3° Matériel abondant.

Après divers essais, notre choix s'est arrêté sur trois plantes :

Cichorium Intybus (Chicorée de Bruxelles), dont les racines donnent des bourgeons en grande abondance.

Populus nigra, dont les tiges produisent facilement des bourgeons.

Begonia Rex, dont nous avons utilisé les feuilles dans toutes nos expériences antérieures.

Grâce à ce choix, nous avons donc étudié le métabolisme de la formation des bourgeons par une racine, une tige et une feuille.

Dans l'exposé de nos expériences, nous donnerons successivement les résultats que nous avons obtenus par la méthode œdiométrique de LAULANIE-PLANTEFOL et par la méthode manométrique modifiée de DIXON et KEILIN (1934, 23).

1. Utilisation de la méthode œdiométrique de Laulanie-Plantefol.

Le racines de *Cichorium Intybus* possèdent une faculté de néoformation de bourgeons réellement étonnante.

Il suffit de mettre sur de la cendrée des fragments de racines de Chicorée pour qu'ils donnent des bourgeons, principalement à leur pôle proximal ⁽¹⁾. Des rondelles de Chicorée de 1 mm. d'épaisseur produisent encore des bourgeons.

Nous avons vu que la production des bourgeons dans *Cichorium Intybus* a été étudiée par SCHOUTEEN-WÉRY (86) et de façon approfondie par KWASNIKOV (51).

La néoformation des bourgeons commence par la production d'un cal formé par les cellules du centre (cambium, rayons ligneux) de la racine. C'est à partir de ce cal que se différencient les bourgeons.

Les cellules du cortex n'interviennent pas dans la production du cal ni, par conséquent, dans la néoformation des bourgeons.

EXPÉRIENCE 29. — Des fragments de racines de Chicorée de cinq centimètres de long sont placés sur des rondelles de papier-filtre, sous une cloche. Le papier-filtre est maintenu continuellement humide par de l'eau de la distribution.

Les racines sont à l'intérieur d'une cage thermostable réglée à 30° C. $\pm$ 1° C. Elles sont éclairées dix heures par jour par deux lampes de 200 watts placées à un mètre de distance.

Au bout de huit jours, des cals et de petits bourgeons apparaissent à l'extrémité proximale de ces racines.

(1) Nous appelons pôle proximal de la racine celui qui est le plus rapproché de la tige.

La respiration des racines est déterminée à deux moments différents :

1° Le deuxième jour ⁽¹⁾, quand les racines viennent d'être mises dans la cage et ne présentent aucun phénomène de néoformation;

2° Le huitième jour, quand ces racines montrent des cals et de petits bourgeons.

Pour déterminer ces respirations, six racines sont mises dans un petit récipient en verre. Ce récipient est placé à l'obscurité, dans un thermostat à air réglé à $30^{\circ} \pm 0,1^{\circ} \text{C.}$, pendant vingt-quatre heures. Après ce temps, une prise de gaz est effectuée dans les chambres et l'air est analysé par la méthode de Laulanie-Plantefol. Des détails complets sur l'utilisation de la technique se trouvent dans le travail de MAYER et PLANTEFOL (1924, 65).

Les résultats que nous avons obtenus sont résumés dans le tableau XVIII.

TABLEAU XVIII.

Respiration de racines de Chicorée déterminée au Laulanié.

		O ₂	CO ₂	Q. R.
Racines sans cal ni bourgeon.	1	0,656	0,637	0,96
	2	0,622	0,600	0,96
	3	0,447	0,447	1,0
Racines avec cals et bourgeons	1	0,423	0,372	0,88
	2	0,582	0,580	1,0
	3	0,350	0,281	0,80

Les résultats sont exprimés en mm³/mg. sec./heure.

Le tableau indique que la respiration globale de la racine a diminué. Mais ce résultat ne nous fournit pas d'indications sur le métabolisme des tissus qui donnent des bourgeons.

⁽¹⁾ On attend deux jours pour permettre aux racines de s'accommoder aux nouvelles conditions où on les a mises.

En effet, la quantité de tissu qui donne des bourgeons est minime par rapport à la masse des tissus de la racine, de sorte que les différences que nous essayons de mesurer sont masquées par la respiration globale de la racine. KAKESITA (1930, 43) avait aussi trouvé que la respiration des feuilles de *Bryophyllum* diminue quand on isole la feuille de la plante et cette diminution de respiration coïncidait avec le développement des bourgeons marginaux.

Ce résultat nous semblait anormal, étant donnée la dépense d'énergie considérable qu'implique la constitution de nouveaux bourgeons, dépense d'énergie devant se traduire par une augmentation du métabolisme. Aussi nous avons abandonné cette méthode pour utiliser une technique qui nous permette l'étude du métabolisme des fissus.

2. Utilisation de la méthode manométrique de Dixon et Keilin.

A. — « *Cichorium Intybus* ».

Dans une note écrite en collaboration avec M. BOUILLENNE-WALRAND, nous avons signalé les avantages du principe de cette méthode et les défauts de construction de l'appareil (1937, 14).

Nous renvoyons le lecteur à cette note et au travail de DIXON (1934, 23) pour des détails complets sur la technique : principe, calcul des constantes des manomètres, utilisation des manomètres, etc.

Après de nombreux essais, nous avons modifié la technique de la façon suivante :

DESCRIPTION DÉTAILLÉE D'UNE ANALYSE STANDARD.

Des rondelles de 0^{mm}5 d'épaisseur sont coupées à l'extrémité proximale de vingt fragments de

racines de 2 cm. aussi semblables que possible. On met tremper ces rondelles dans de l'eau de la distribution pendant un quart d'heure pour enlever les débris de cellules déchirées et tuées par le sectionnement. Ces rondelles sont ensuite mises sur papier-filtre humide, à l'obscurité, dans un thermostat à air à 30° C. pendant cinq heures (but : éliminer l'action éventuelle de la photosynthèse quand il y a des bourgeons avec chlorophylle).

Pendant ce temps, 1 cm³ d'eau de la distribution à 30° C. est introduit dans chaque chambre manométrique et les manomètres sont placés dans une cave éclairée à la lumière rouge.

Après être restées cinq heures dans le thermostat à l'obscurité, les rondelles de chicorée sont mises dans la chambre à respiration de droite. La chambre manométrique de gauche ne reçoit pas de tissus.

Un papier-filtre imbibé de KOH est mis dans l'ampoule latérale et les chambres à respirer sont plongées dans un thermostat à eau réglé à $30^{\circ} \pm 0.01$ (1).

Un courant d'air comprimé purifié de son CO₂ par barbotage dans deux flacons laveurs avec KOH à 20 % est chassé à travers les chambres. Ce courant d'air passe à travers un long serpentin en étain plongeant dans le thermostat et prend ainsi la température de l'eau avant d'arriver dans les chambres. On fait passer ce courant d'air pendant trois minutes. La figure 45 donne le dispositif général de l'expérience.

Les manomètres sont ensuite fermés et secoués dans le thermostat pendant un quart d'heure pour permettre l'équilibration des pressions.

(1) Toutes les températures sont contrôlées avec un thermomètre étalon.

On ramène ensuite le liquide manométrique au zéro en ouvrant les robinets. On referme les robinets.

Après une demi-heure ou une heure, selon l'intensité de la respiration, on fait une lecture. Le chiffre ($=h_1$) ainsi obtenu permettra le calcul de l'absorption d' O_2 selon la formule que nous donnerons plus loin.

Les manomètres sont ensuite retirés du thermostat.

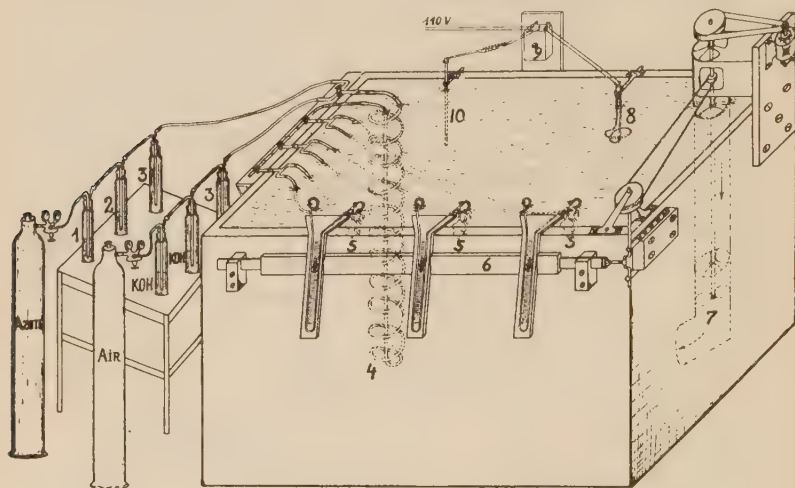


FIG. 45. — Dispositif général d'expérience pour les mesures manométriques du métabolisme.

1 et 2. Flacons pour purification N_2 . — 3. Flacon de sûreté. — 4. Tube spiralé en zinc. — 5. Manomètre de Dixon et Keilin. — 6. Appareil d'agitation des manomètres. — 7. Appareil d'agitation de l'eau du thermostat. — 8. Résistance chauffante. — 9. Relais 110 V. — 10. Thermorégulateur Vertex.

La KOH et le papier-filtre sont enlevés. L'ampoule latérale est rincée trois fois à l'eau distillée et remise en place. Les manomètres sont placés à nouveau dans le thermostat. On fait de nouveau passer un courant d'air pendant trois minutes. On ferme les manomètres. On attend un quart d'heure. On équilibre de

nouveau à la pression atmosphérique, on referme les robinets et l'on commence la deuxième mesure.

Après une demi-heure ou une heure, on fait une lecture (h_2). La dénivellation manométrique observée correspond à la différence entre l'absorption d'O₂ et l'émission de CO₂. Elle permettra le calcul de l'émission du CO₂.

On fait alors passer un courant de N₂ purifié ⁽¹⁾ dans les chambres manométriques pendant cinq minutes. On ferme les chambres manométriques. On attend un quart d'heure. On équilibre les pressions, on ferme les robinets. Une demi-heure ou une heure après, une dernière lecture (h_3) permettra le calcul de la fermentation anaérobique (émission de CO₂ en absence de O₂).

Voici les détails numériques d'un dosage effectué comme nous venons de le décrire :

18 octobre 1938. — Racines de Chicorée avec cals et bourgeons.

15 h. 30 : On découpe les cals en tranches d'un demi-millimètre d'épaisseur et l'on met les coupes dans un vase de Berlin rempli d'eau de la distribution pendant un quart d'heure. On fait de même pour des coupes effectuées sur la région corticale et pour des coupes effectuées au centre de la racine, un demi-centimètre sous les cals (série 3, fig. 47).

16 heures : Coupes mises dans thermostat 30° C., obscurité.

21 heures : Coupes mises dans chambre à respirer.

(1) La purification de l'azote est effectuée par barbotage dans deux flacons contenant :

Flacon 1 : sulfate ferreux, 10 gr.; citrate de soude, 5 gr.; eau, 350 cc., + 50 cc. de potasse à 40% ajoutée au moment de l'emploi.

Flacon 2 : sulfate de manganèse, 15 gr.; eau, 300 cc., + 75 cc. de potasse à 40 % ajoutée au moment de l'emploi.

Ce moyen de purification nous a été renseigné par M. le docteur M. CHEVREMENT. Il nous a donné entière satisfaction.

TABLEAU XIX.

Lectures manométriques.

Temps	Cals + bourgeons man. 92		Cortex man. 90		Centre, $\frac{1}{2}$ cm sous cal man. 107		Observations
	G	D	G	D	G	D	
21 h. 10							commence mesure h_1 enlève KOH
21 h. 33	65,0	118,0	82,0	92,0	78,0	88,0	
22 h.							commence mesure h_2 fait passer N_2
22 h. 30	89,5	93,5	85,5	88,5	82,0	84,0	
22 h. 50							commence mesure h_3
23 h. 31	111,0	72,0	89,0	85,0	84,5	81,5	

G = chambre gauche, sans tissus.

D = chambre de droite, avec tissus.

Le tableau suivant nous donne les valeurs en millimètres.

Temps.	Dénivellations manométriques.	92	90	107
23'	h_1	-53	-10	-10
30'	h_2	-4	-3	-2
41'	h_3	+39	+4	+3

Le signe — indique une dépression, donc une absorption de gaz dans la chambre qui contient les tissus. Le signe + indique au contraire une surpression.

Les formules pour le calcul des échanges gazeux sont les suivantes :

$$\text{Absorption d'O}_2 = F_{\text{O}_2} = h_1 \times K_{\text{O}_2}.$$

$$\begin{aligned} \text{Émission de CO}_2 &= F_{\text{CO}_2}^{\text{O}_2} = (h_2 - h_1) \times K_{\text{CO}_2}. \\ \text{en présence d'O}_2 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{Émission de CO}_2 &= F_{\text{CO}_2}^{\text{N}_2} = h_3 \times K_{\text{CO}_2} \\ \text{dans N}_2 & \\ &(\text{fermentation anaérobie}). \end{aligned}$$

$$K_{\text{O}_2} = \text{constante de l'appareil pour l'O}_2.$$

$$K_{\text{CO}_2} = \text{constante de l'appareil pour le CO}_2.$$

Les valeurs suivantes des constantes ont été calculées d'après la formule de DIXON et KEILIN :

Manomètre.	K O ₂	K CO ₂
92	3.26	3.47
90	3.26	3.51
107	4.87	5.12

A la fin de la mesure, le poids sec des tissus est déterminé par dessiccation à 105° C. jusqu'à poids constant.

Cals + bourgeons : 69,6 mgr.

Cortex : 33,3 mgr.

Centre 1/2 cm. sous les cals : 41,6 mgr.

Nous pouvons maintenant calculer les échanges gazeux. Nous les exprimons en mm³ de gaz par mgr. sec de tissu par heure. Voici les résultats obtenus :

Cals et bourgeons (manomètre 92).

$$F_{O_2} = \frac{-53 \times 3,26 \times 60}{69,6 \times 23} = -6,47.$$

$$F_{CO_2}^{O_2} = \frac{(-3 - (-53)) \times 3,47 \times 60}{69,6 \times 23} = +6,50 \text{ (}^1\text{)}.$$

$$Q. R. (\text{quotient respiratoire}) = \frac{6,50}{6,47} = 1,01.$$

$$F_{CO_2}^{N_2} = \frac{39 \times 3,47 \times 60}{69,6 \times 41} = +2,85.$$

(¹) La valeur de $h_2 = -4$ obtenue pour une période de 30' est ramenée à sa valeur après 23', pour pouvoir la comparer avec h_1 .
On a $\frac{-4 \times 23}{30} = -3$. On fera de même pour les autres manomètres.

Cortex (manomètre 90).

$$F_{O_2} = \frac{-10 \times 3,26 \times 60}{33,3 \times 23} = -2,56.$$

$$F_{CO_2}^{O_2} = \frac{(-2 - (-10)) \times 3,51 \times 60}{33,3 \times 23} = +2,20.$$

$$Q. R. = \frac{2,20}{2,56} = 0,86.$$

$$F_{CO_2}^{N_2} = \frac{4 \times 3,51 \times 60}{33,3 \times 41} = +0,62.$$

Centre, 1/2 cm. sous cals (manomètre 107).

$$F_{O_2} = \frac{-10 \times 4,87 \times 60}{41,5 \times 23} = -3,06.$$

$$F_{CO_2}^{O_2} = \frac{(-1 - (-10)) \times 5,12 \times 60}{41,5 \times 23} = +2,90.$$

$$Q. R. = \frac{2,90}{3,06} = 0,95.$$

$$F_{CO_2}^{N_2} = \frac{3 \times 5,12 \times 60}{41,5 \times 41} = +0,54.$$

On pourrait reprocher à la technique telle que nous l'avons modifiée qu'elle présume que la respiration reste constante pendant la mesure de O_2 et de CO_2 .

Nous avons préalablement contrôlé sur quinze mesures successives que la respiration reste constante au moins pendant deux heures. Nous avons en outre suivi la respiration de deux séries de coupes de chiorée pendant vingt-trois heures, et nous avons constaté qu'elle se maintient pratiquement constante pendant cet intervalle. Le diagramme suivant met ce fait en évidence (fig. 46).

Nous pouvons donc être assuré que nos quotients respiratoires calculés sont corrects. La grande constance des valeurs que nous avons obtenues en est d'ailleurs un témoignage.

Après de nombreux essais, nous avons finalement réalisé l'expérience suivante :

EXPÉRIENCE 30. — Des racines de Chicorée sont arrachées des plates-bandes et mises au thermostat à $30^{\circ} \text{ C.} \pm 1^{\circ} \text{ C.}$

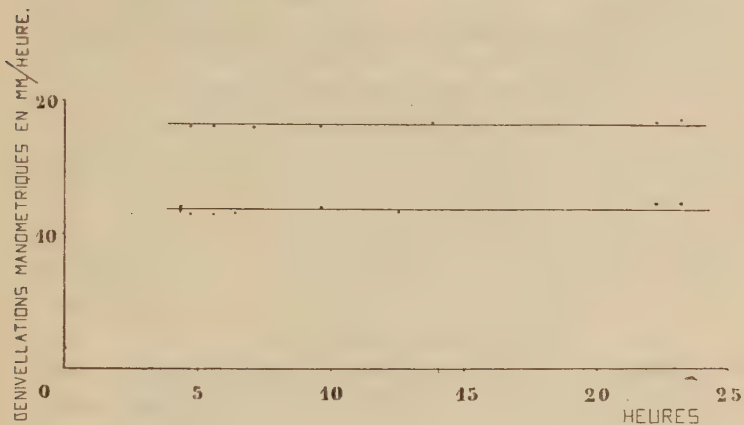
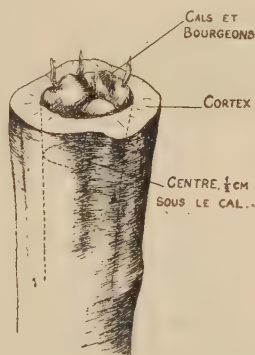


FIG. 46. — La respiration de coupes de racines de Chicorée reste constante pendant 23 heures.

FIG. 47. — Les trois régions de la racine de Chicorée dont le métabolisme est analysé.



sur papier-filtre humide pendant vingt-quatre heures. Après ce temps, chaque racine est découpée en fragments; une coupe d'un demi-millimètre d'épaisseur est enlevée et divisée en centre et cortex. L'analyse du métabolisme est effectuée sur vingt coupes semblables venant de vingt morceaux de deux centimètres, par la technique que nous

TABLEAU XX.

Métabolisme des racines de Chicorée.

Régions de la racine.	Séries.	F _{O₂}	F _{O₂} C _{O₂}	F _{N₂} C _{O₂}	Q. R.
<i>Racines au départ sans cal ni bourgeon.</i>					
I. — Centre . . .	1	2,76	2,99	0,79	1,08
	2	2,64	2,90	1,21	1,10
	3	2,78	2,88	1,14	1,04
	4	2,96	3,12	1,34	1,05
	5	2,96	3,16	—	1,07
II. — Cortex . .	1	1,66	1,73	0,50	1,04
	2	1,74	1,93	0,36	1,11
	3	1,99	2,06	0,60	1,03
	4	2,10	2,14	0,59	1,02
	5	2,18	2,59	0,63	1,19
<i>Racines avec cals et bourgeons.</i>					
III. — Cals et bourgeons . .	1	6,47	6,00	2,86	0,93
	2	6,47	6,50	2,85	1,01
	3	6,26	6,55	2,43	1,04
	4	4,00(?)	3,52(?)	2,74	0,87
	5	6,54	6,49	2,80	0,96
IV. — Cortex . .	1	2,95	2,50	0,60	0,85
	2	2,56	2,20	0,62	0,86
	3	2,40	2,62	0,89	1,09
	4	1,68	1,72	0,52	1,02
	5	1,87	1,90	0,63	1,02
V. — Centre à ½ cm. sous cal.	2	3,06	2,90	0,54(?)	0,95
	3	2,50	2,82	1,12	1,13
	4	2,05	2,22	0,76	1,08
	5	2,16	2,33	1,08	1,08

Les valeurs sont exprimées en mm³ de gaz par mg. sec de tissu et par heure.

venons de décrire. On obtient ainsi la valeur au départ du métabolisme du centre de la racine qui va donner des bourgeons et du cortex qui n'en donnera pas.

Les racines sont remises sur papier-filtre humide, sous cloche, dans le thermostat à 30° C., et éclairée comme dans l'expérience de la page 296.

Après huit jours, des cals et de petits bourgeons se sont développés à l'extrémité proximale des racines. Le métabolisme des cals et bourgeons, du cortex, du centre sous les cals (fig. 47) est ensuite déterminé.

Les résultats de cette expérience sont exprimés dans le tableau XX.

Les différences entre les diverses régions de la racine avec ou sans bourgeons se résument dans le tableau XXI.

TABLEAU XXI.
Différences entre les diverses régions de la racine.

Différence entre les régions.	Respiration.	Fermentation.
I-II	+0,87 ± 0,02	+0,66 ± 0,06
II-IV	-0,42 ± 0,60	-0,58 ± 0,19
I-V	+0,35 ± 0,44	+0,25 ± 0,01
V-IV	+0,71 ± 0,57	+0,22 ± 0,04
III-I	+3,65 ± 0,02	+1,60 ± 0,18

Le résultat 4,00 est éliminé, comme entaché d'une erreur expérimentale.

Nous pouvons tirer les conclusions suivantes de cette expérience :

1° Dans le centre, tissu qui donnera naissance aux cals et aux bourgeons, la respiration et la fermentation sont plus intenses que dans le cortex, qui ne donne ni cal ni bourgeon (I-II et V-IV);

2° Les cals et les bourgeons ont une respiration et une fermentation beaucoup plus actives que les tissus dont ils proviennent (III-I);

3° Les différences physiologiques qui existent entre une racine portant des cals et des bourgeons et une racine ne portant ni cals ni bourgeons ne se traduisent pas dans l'intensité de la respiration des tissus de ces racines (en éliminant, bien entendu, la respiration des cals et des bourgeons). Mais elles se traduisent nettement dans l'intensité de la fermentation des tissus : la fermentation du cortex est plus intense sur des racines avec cals et bourgeons, tandis que la fermentation du centre est diminuée (II-IV et I-V). Il serait intéressant d'étudier le mécanisme de cette diminution de la fermentation des tissus du centre, diminution qui correspond à une activité de fermentation très violente des cals et des bourgeons.

TABLEAU XXII.
Métabolisme des racines de « *Pastinaca sativa* ».

	N° de la racine.	F _{O₂}	F _{CO₂} ^{O₂}	F _{CO₂} ^{N₂}	Q. R.
Centre	1	2,49	2,28	1,10	0,92
	2	2,99	2,71	1,24	0,91
Cortex	1	2,64	2,68	2,76	1,0
	2	3,73	3,43	3,00	0,95

mm³/mg. sec./heure.

Remarquons que les différences entre centre et cortex sont encore plus grandes que les résultats tels que nous les donnons ne le renseignent. En effet, le centre contient un certain pourcentage de xylème qui devrait être éliminé dans le calcul du poids sec.

Cette différence entre centre et cortex ne peut non plus être attribuée à une différence qui pourrait exister normalement entre le centre et le cortex d'une racine. Voici, en effet, les résultats d'une mesure

effectuée sur les racines de *Pastinaca sativa* qui, dans notre expérience, ne nous a pas donné de bourgeons.

Dans ce cas, centre et cortex respirent à peu près avec la même intensité. La fermentation du cortex est plus élevée que celle du centre.

B. — « *Populus nigra* ».

La formation des bourgeons sur les cals de *Populus nigra* a été particulièrement bien étudiée par SIMON (1908, 87). Ces cals proviennent principalement des divisions du cambium et des cellules de l'écorce (fig. 10 A).

EXPÉRIENCE 31. — Cinquante rameaux de *Populus nigra* de dix centimètres de long et âgés de trois ans sont mis dans des tubes bouchés à l'ouate. La base des rameaux plonge dans trois centimètres d'eau de la distribution. Ces rameaux sont mis dans les mêmes conditions que les Chicorées : 30° C., éclairage dix heures par jour.

Après quinze jours, des cals portant de petits bourgeons se sont développés sur presque toutes les boutures (fig. 48). La respiration et la fermentation des boutures sont déterminées à ce moment par la même technique que celle utilisée pour la Chicorée.

Dix rameaux sont utilisés dans chaque mesure.

On analyse trois catégories de tissus :

- 1° Cals et bourgeons;
- 2° Région corticale;
- 3° Centre de la tige.

Pour étudier la respiration des zones 2 et 3, on fait des coupes longitudinales d'un demi-millimètre d'épaisseur dans ces tissus.

Les résultats sont donnés dans le tableau XXIII.

Le tableau montre que, comme dans la Chicorée, la formation des cals et des bourgeons est accompagnée d'une augmentation violente des activités de respira-

TABLEAU XXIII.

Métabolisme de « *Populus nigra* ».

	Série.	F _{O₂}	F _{O₂} CO ₂	F _{N₂} CO ₂	Q. R.
Cals et bourgeons	1	5,65	5,64	2,29	1,0
	2	6,04	6,24	2,14	1,03
	3	5,89	5,35	3,03	0,91
Région corticale .	1	0,43	0,36	0,13	0,84
	2	0,69	0,52	0	0,76
	3	0,67	0,47	0,11	0,70
Centre de la tige.	1	0	0	0	
	2	0	0	0	
	3	0	0	0	

mm³/mg. sec./heure.

tion et de fermentation. Il est intéressant de constater que le métabolisme des cals et des bourgeons de racines de chicorée est très voisin de celui des cals et des bourgeons de la tige de *Populus*.

C. — « *Begonia Rex* ».

Il est impossible de mesurer la respiration de lambeaux de parenchyme et d'épiderme de *Begonia Rex* avec les manomètres de DIXON et KEILIN dont nous disposons. En effet, le volume des chambres (40 cm³ environ) est trop considérable et nécessiterait une trop grande consommation de plantes.

D'autre part, si l'on étudie la respiration de morceaux de feuille tels que nous les utilisons dans nos expériences, la quantité de bourgeons est tellement minime par rapport à la masse de feuille qu'il serait vraisemblablement difficile d'observer des différences de respiration entre morceaux de feuille avec bourgeons et morceaux de feuille sans bourgeon. En

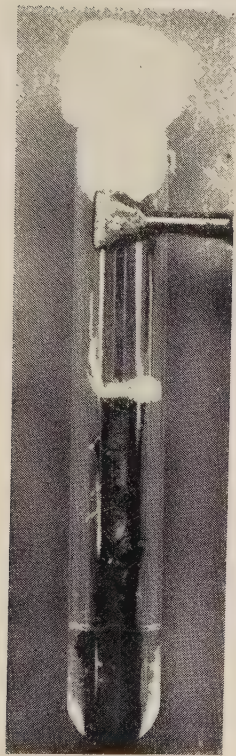


FIG. 48. — Cals et bourgeons à l'extrémité proximale
d'un rameau de *Populus*.

outre, les racines qui se forment au même endroit que les bourgeons viendraient encore embrouiller les résultats.

Nous savons que l'on peut maintenir en vie, jusqu'à formation des bourgeons, des lambeaux de parenchyme et d'épiderme et que ces derniers ne forment pas de racines (expérience n° 19).

EXPÉRIENCE 32. — Utilisant cette donnée, nous avons réalisé l'expérience suivante : Des fragments de feuille sont prélevés à l'extrémité proximale de la feuille, au-dessus des nervures principales. Ces fragments ont environ 1 mm. d'épaisseur, 4 mm. de largeur et 15 mm. de long. Ils sont placés dans une boîte de Pétri mise à la fenêtre du laboratoire.

La respiration de ces lambeaux est déterminée tous les quatre jours en utilisant la même technique générale que précédemment.

Nous avons ainsi suivi l'évolution de la respiration au cours de la production des bourgeons sur trois séries de lambeaux.

La quantité de tissu étant très faible, nous avons utilisé le robinet à KOH, comme le renseignent DIXON et KEILIN, et nous avons modifié la technique de la façon suivante :

On laisse respirer les tissus dans la chambre manométrique pendant environ douze heures. A ce moment, on fait une lecture. Appelons-la h_1 . On met alors le robinet à KOH en communication avec la chambre à respiration. Une heure après, on fait une lecture h_2 . On fait trois autres lectures toutes les heures.

Les quatre dernières lectures sont portées sur un diagramme et permettent le tracé d'une courbe qui donne l'intensité de la respiration et permet, en outre, de contrôler si la marche de la respiration est régulière. En utilisant cette courbe, on peut obtenir la valeur de h_2 correspondant au moment où l'on avait fait la lecture de h_1 , ce qui fournit les données nécessaires pour le calcul du quotient respiratoire.

Voici un exemple numérique :

Temps.	Nombre d'heures de respiration.	Manomètre 106.		Observations.
		G	D	
15 h. 20				Déb. de l'expér.
8 h. 50	17 h. 30	100,2	99,8	$h_1 = +0,4$.
10 h. 05	18 h. 45	88,4	111,2	Met la KOH.
11 h. 05	19 h. 45	88,0	111,9	$h_2 = -22,8$.
12 h. 05	20 h. 45	87,3	112,2	$h'_2 = -23,9$.
12 h. 05	20 h. 45	87,3	112,2	$h''_2 = -24,9$.
14 h. 30	23 h. 10	86,1	113,3	$h'''_2 = -27,2$.

h_2, h'_2, h''_2, h'''_2 , sont portés sur le diagramme.

Le tracé affecte la forme d'une droite : la respiration est donc bien uniforme. On voit que h_2 correspondant à 8 h. 50, moment où l'on a pris h_1 , est égal à 21,3 (fig. 49).

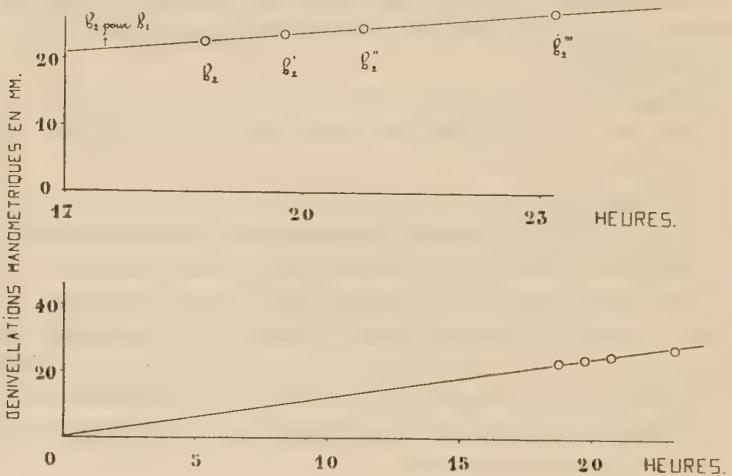


FIG. 49.

En haut : calcul de h_2 correspondant au moment où l'on fait la lecture h_1 .

En bas : la respiration reste constante pendant toute la durée de l'expérience.

On calcule alors les respirations par la formule habituelle :

$$F_{CO_2}^{O_2} = h_1 \times K_{CO_2}$$

$$F_{O_2} = h_2 (\text{correspondant à } h_1) \times K_{O_2}$$

Les poids frais de chaque lambeau sont déterminés tous les quatre jours à la balance de torsion. A la fin de l'expérience, on détermine aussi le poids sec des lambeaux. Quand, au cours de l'expérience, un lambeau donne des signes de nécrose, il est éliminé et son poids sec est déterminé immédiatement.

La température du thermostat est de $20^{\circ} \text{C.} \pm 0,01^{\circ} \text{C.}$

Le tableau XXIV donne l'évolution du poids frais de chaque lambeau au cours de l'expérience dans les trois séries.

TABLEAU XXIV.

Évolution du poids frais de chaque lambeau (en mgr.).

N ^o du lambeau.	0 jour.	4 jours.	8 jours.	12 jours.	16 jours.	20 jours.
<i>Série I.</i>						
1	55	53	52	52	51	47
2	54	53	51	52	51	45
3	41	39	39	44	38	34
4	31	28	27	26	24	16
5	26	25	24	24	22	x
6	26	24	24	23	x	x
7	21	17	16	13	x	x
<i>Série II.</i>						
1	56	51	50	50	48	37
2	41	43	41	40	38	36
3	38	39	39	37	x	x
4	33	27	25	22	x	x
5	25	25	24	22	x	x
<i>Série III.</i>						
1	68	69	70	70	69	64
2	50	49	49	50	47	40
3	36	38	38	34	x	x
4	35	37	34	31	x	x
5	27	24	23	x	x	x
6	24	22	21	x	x	x

x = le lambeau est en voie de nécrose et a été éliminé.

On voit que ce poids frais se maintient assez constant, sauf aux derniers jours, où il y a un brusque fléchissement de ce poids.

Les résultats des analyses de respiration sont donnés dans le tableau XXV.

TABLEAU XXV.

**Respiration de lambeaux de feuille de « Begonia Rex »
au cours de la formation des bourgeons.**

Nombre de jours.	Série.	mm ³ /mg frais/h.		mm ³ /mg sec/h.		Q. R.
		F _{O₂}	F _{O₂} CO ₂	F _{O₂}	F _{O₂} CO ₂	
0	I	0,033	0,046	0,707	0,995	1,41
	II	0,063	0,067	1,20	1,28	1,06
	III	0,038	0,044	0,802	1,02	1,28
4	I	0,031	0,025	0,590	0,477	0,84
	II	0,042	0,039	0,926	0,842	0,91
	III	0,035	0,033	0,733	0,687	0,95
8	I	0,029	0,028	0,530	0,523	0,99
	II	0,042	0,043	0,825	0,856	1,04
	III	0,036	0,037	0,728	0,759	1,05
12	I	0,023	0,019	0,457	0,382	0,83
	II	0,030	0,027	0,652	0,594	0,91
	III	0,023	0,027	0,467	0,545	1,17
16	I	0,018	0,010	0,335	0,189	0,67
	II	0,027	0,022	1,19	0,504	0,425
	III	—	—	—	—	—
20	I	0,032	0,024	0,527	0,382	0,76
	II	0,087	0,088	1,73	1,74	1,01
	III	0,036	0,038	0,714	0,757	1,07

Ces deux tableaux nous ont servi à établir les diagrammes (fig. 50 et 51).

L'examen des tableaux et des diagrammes nous permet de tirer les conclusions suivantes :

1° Pendant douze à seize jours la respiration des lambeaux diminue progressivement. Cette diminution doit être probablement attribuée à un fléchisse-

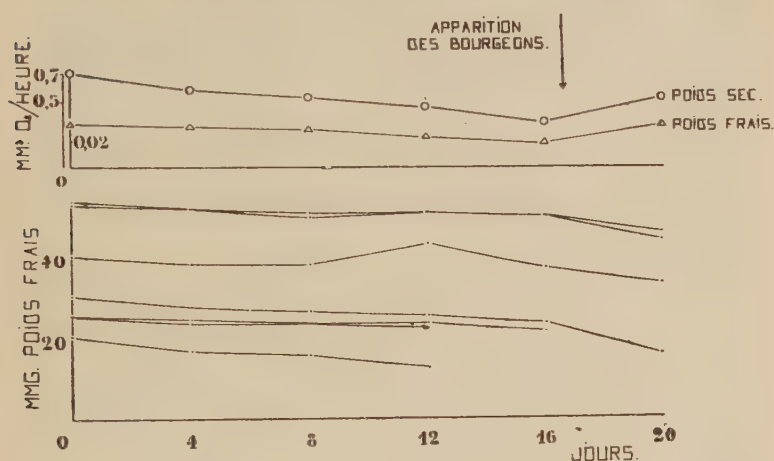


FIG. 50. — Evolution comparative de la respiration et du poids frais de lambeaux de feuilles de *Begonia Rex* au cours de la formation des bourgeons (série I).

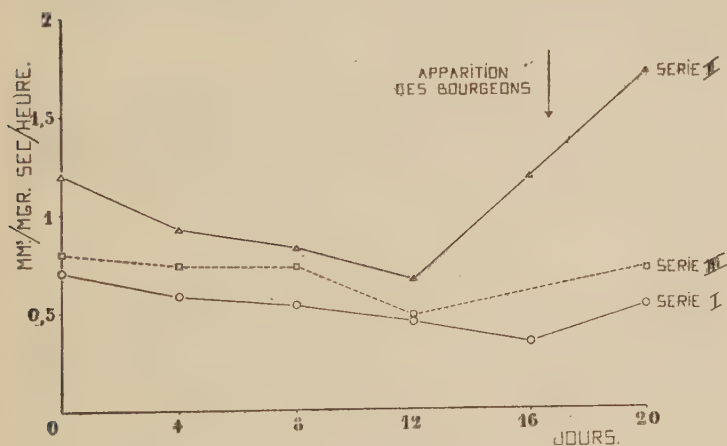


FIG. 51. — La respiration de lambeaux de feuilles de *Begonia Rex* au cours de la formation des bourgeons.

ment de la nutrition (?) des lambeaux qui sont isolés du reste de la plante et n'ont à leur disposition que les substances élaborées par la photosynthèse.

2° Dans les trois séries, il y a montée de la respiration coïncidant avec l'apparition des bourgeons ⁽¹⁾ et la chute en poids frais des lambeaux. Ces deux résultats réunis montrent bien que l'apparition des bourgeons se traduit par une augmentation considérable du métabolisme. Il y a combustion rapide de substances, combustion qui se traduit même par une perte de poids frais.

Conclusions générales du chapitre IV.

Les expériences réalisées sur *Cichorium Intybus*, *Populus nigra* et *Begonia Rex* ont, toutes, mis en évidence le point suivant :

La production des bourgeons s'accompagne d'une augmentation considérable du métabolisme des tissus qui donnent ces bourgeons.

Sur *Cichorium*, nous avons en outre montré que les tissus qui donnent des bourgeons possèdent au départ un métabolisme plus intense que les tissus qui n'en forment pas.

(1) Cette montée est bien réelle et ne peut être attribuée à la chute de poids frais. En effet, si l'on calcule la respiration des lambeaux au 20^e jour en leur donnant le poids frais qu'ils avaient le 16^e jour, on obtient les chiffres suivants :

Série I :	16 jours : 0.0178	20 jours : 0.0284
Série II :	16 jours : 0.0272	20 jours : 0.0744

CHAPITRE V.

DISCUSSION GENERALE.

Dans ce chapitre nous suivons la marche que nous avons adoptée jusqu'ici : nous discutons d'abord les facteurs des corrélations d'inhibition, ensuite les facteurs de la morphogénèse.

1. Corrélations d'inhibition.

Les grands problèmes dans la question des corrélations d'inhibition peuvent être séries de la façon suivante (voir chapitre I) :

A. Action inhibitrice directe ou « centres d'attraction » de GOEBEL ?

B. Dans le cas d'une action inhibitrice directe, par où se transmet cette action ? Est-ce un simple transport mécanique de substances, ou la transmission de l'inhibition dépend-elle de l'action des cellules vivantes ?

C. Quel est le facteur de cette inhibition ? Que faut-il penser du rôle de l'auxine dans les corrélations d'inhibition ?

Examinons ces différents points l'un après l'autre.

A. — Centre d'attraction ou action inhibitrice ?

Les expériences que nous avons faites sur *Begonia Rex* nous permettent d'affirmer que cette corrélation d'inhibition est bien due à une action inhibitrice directe de la tige.

En effet, l'accumulation de substances nutritives à un endroit du limbe de la feuille ne suffit pas pour y provoquer la formation de bourgeons. Il est indis-

pensable que la feuille soit isolée de l'action inhibitrice de la tige pour que les bourgeons apparaissent.

Nous ne reprenons pas toutes les expériences que nous avons analysées et qui sont favorables à une action inhibitrice de la tige; nous nous contentons de rappeler deux expériences qui sont décisives à cet égard et auxquelles les chercheurs n'ont pas accordé jusqu'ici une importance suffisante.

Ce sont les expériences de KUSTER (1904, 50) sur *Salix* et de JONES (1925, 42) sur *Crambe maritima* (fig. 13).

Dans ces expériences, une force centrifuge dirigée vers le pôle où les bourgeons se développent retarde la croissance des bourgeons à cet endroit, mais permet le développement de bourgeons à l'autre pôle. Il est clair que si le développement des bourgeons était dû à un apport de substances nutritives (ou de « substances formatrices »), une force centrifuge dirigée dans le même sens que celui du transport de ces substances devrait accélérer le développement des bourgeons. Le résultat contraire qui est obtenu ne peut s'interpréter que par l'action de la force centrifuge sur un facteur d'inhibition dont la translocation est retardée par cette force centrifuge agissant dans un sens opposé à celui de la translocation.

Les expériences de MAC CALLUM (1905, 64) sont aussi concluantes à cet égard et montrent, en outre, que cette action inhibitrice de l'apex est polaire, dirigée de l'apex vers la base, ce qui est tout à fait conforme à ce que nous observons sur les morceaux de feuille de *Begonia Rex*.

L'examen de la littérature, comme nos expériences personnelles, nous autorise à conclure que le bourgeon terminal en voie de croissance, exerce une action

inhibitrice directe sur les bourgeons axillaires et aussi sur la néoformation des bourgeons par la feuille.

B. — Translocation de l'action inhibitrice.

Nos expériences montrent indiscutablement que chez *Begonia Rex* cette action est transmise dans les feuilles par l'intermédiaire des tissus vasculaires de la nervure : la suppression de l'épiderme et du parenchyme sous-jacent n'empêche pas l'action inhibitrice de se manifester. Par contre, l'enlèvement des autres tissus de la nervure (xylème et phloème) arrête l'action inhibitrice, même quand l'épiderme et son parenchyme sont laissés intacts.

JONES (1925, 42) conclut de ses expériences sur *Grambe maritima* que cette action inhibitrice est transmise par le cambium.

S'agit-il de la translocation d'une substance ?

Nos expériences ne nous permettent pas de répondre à cette question. En effet, nous n'avons pas isolé dans l'agar une substance qui inhibe la néoformation des bourgeons chez *Begonia Rex*.

Nous verrons plus loin ce qu'il faut penser de l'auxine comme substance inhibitrice.

Jusqu'à présent on ne possède que des évidences indirectes montrant que l'action inhibitrice se transmet par l'intermédiaire de substances. Par exemple, l'expérience de SNOW (1925, 90), où l'action inhibitrice se transmet d'une moitié d'épicotyle à l'autre moitié appliquée contre elle.

Ce qui semble être plus précis, c'est que la transmission de l'action inhibitrice dépend de l'activité des cellules vivantes. Rappelons notamment l'expérience de CHILD (1919, 18), où le fait d'entourer un pétiole de feuille de *Bryophyllum* d'un manchon

d'eau froide provoque le développement des bourgeons marginaux. Citons aussi l'expérience de SNOW (1925, 90) qui amène le développement des bourgeons cotylédonaire de *Phaseolus* en tuant l'épicotyle sur une certaine longueur par un jet de vapeur bouillante.

Il n'y a que l'expérience de SNOW (1929, 92) qui montre, d'après l'auteur, que l'action inhibitrice est capable de franchir une zone de cellules tuées.

Encore, dans ce cas, l'auteur conclut-il que ce n'est pas le mode de transmission normal, qu'il est dû aux conditions expérimentales (p. 266) : « it is therefore concluded that the way by which the inhibiting substance chiefly travels is through the living tissues, through which indeed, it has previously been shown to travel ».

Nous voyons que, même en y comprenant l'expérience de SNOW, les faits de la littérature indiquent que le passage de l'action inhibitrice dépend de l'activité des cellules vivantes, dans la plante normale.

Cette conclusion nous permet de dire que dans les nervures de *Begonia Rex*, l'action inhibitrice est vraisemblablement conduite par le phloème et/ou le cambium, puisque le xylème est presque exclusivement constitué de cellules mortes.

C. — Facteur de l'inhibition.

A l'heure actuelle, l'action directe ou indirecte de l'auxine sur les corrélations d'inhibition des bourgeons axillaires est admise par beaucoup de chercheurs spécialisés dans ce domaine (WENT, THIMANN, SKOOG, FERMANN).

Nous avons décrit les expériences de THIMANN et SKOOG (1933, 100 et 1934, 101), qui ont servi de point de départ à cette interprétation.

Cependant, les auteurs expliquent difficilement les actions contradictoires de l'auxine :

1° L'auxine provoque la croissance par élongation cellulaire (voir la revue d'ensemble de BOYSEN JENSEN (pp. 103 à 115) (1936, 17).

2° L'auxine inhibe la croissance des bourgeons.

BOYSEN JENSEN écrit à ce sujet (p. 118) : « if the hypothesis of THIMANN and SKOOG is correct, it follows that the growth substance formed by buds can both inhibit and promote their development ».

Nos expériences ont en outre montré que chez *Begonia Rex* l'auxine n'est certainement pas le facteur des corrélations d'inhibition. L'application d'hétéroauxine dans l'agar sur l'extrémité proximale d'un morceau de feuille ne retarde pas l'apparition des bourgeons à cet endroit (expérience 2). Bien au contraire, l'application d'hétéroauxine à l'extrémité distale d'un morceau de feuille provoque la néoformation de bourgeons à cet endroit (expérience 28).

Comment alors interpréter le fait que partout où l'on a un centre d'inhibition, on a un contenu en auxine élevé ?

Nous proposons une théorie qui résout de façon simple les contradictions apparentes dans l'action de l'auxine et qui correspond aux faits expérimentaux.

Les bases de cette théorie sont les suivantes :

a) Un tissu en voie de mitoses rapides inhibe le développement des autres tissus;

b) Des mitoses actives produisent de l'auxine;

c) L'auxine en concentration élevée produit des mitoses actives;

d) Le facteur des corrélations d'inhibition n'est pas l'auxine.

a) UN TISSU EN VOIE DE MITOSES RAPIDES INHIBE LE DÉVELOPPEMENT DES AUTRES TISSUS.

Ce point ne nécessite pas de démonstration. On peut dire qu'il est devenu classique, qu'on l'interprète par une action inhibitrice directe ou par les « centres d'attraction ».

b) DES MITOSES ACTIVES PRODUISENT DE L'AUXINE.

KOGL et KOSTERMANS (1934, 44) montrent que la levure (organisme à mitoses cellulaires intenses) produit de fortes quantités d'une substance que son poids moléculaire et ses actions dans le test d'*Avena* identifient à l'hétéroauxine.

HAWKER (1933, 38) trouve que la quantité de substances de croissance formée par les pointes radiculaires de *Lathyrus odoratus* est plus forte à 20° C. qu'à 5° C. (on connaît l'action activante de la température sur la croissance).

Des bourgeons dormants ne contiennent pas d'auxine. Dès qu'ils se développent ils forment une forte quantité d'auxine (THIMANN et SKOOG (1934, 101).

DAGYS (1935, 21) montre que la plus grande quantité de substances de croissance se trouve dans les jeunes « Birkenblättern » en voie de croissance.

SÖDING (1937, 98) trouve une plus grande quantité de substances de croissance dans de jeunes arbres (*Ailanthus glandulosa*) en pleine croissance que chez de vieux arbres.

En 1938 (99), il montre chez *Heliopsis Laevis*, qu'aussi longtemps que les tiges sont petites, elles donnent beaucoup de substances de croissance (correspondant à une croissance rapide, N.D.A.). Puis la production de substances de croissance diminue (la croissance aussi, N.D.A.). Vers la fin de juin la production de substances de croissance augmente, en

rapport avec la croissance secondaire. A partir d'août, la production de substances de croissance diminue (encore en rapport avec la diminution de la croissance, N.D.A.).

Le travail récent de FERMANN (1938, 31) indique bien que la présence d'auxine est liée à une croissance active. La figure 52, tirée du travail de FERMANN, est suggestive à cet égard.

On voit que, avec application d'hétéroauxine, le bourgeon inhibé (à gauche) contient presque autant d'hétéroauxine que le bourgeon non inhibé (au

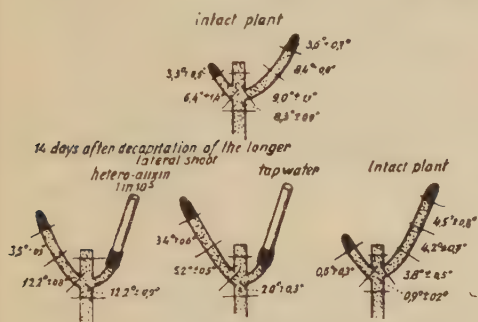


Figure 52. Auxin content of the shorter lateral shoot of two-shoot plants of *Lupinus albus*, a) intact plant, b) at application twice a day via the decapitated longer lateral shoot of hetero-auxin 1 in 10^5 , c) idem, at application of tap water. d) intact plant (experiment 28, 16/6/37—30/6/37).

FIG. 52. — D'après Ferman, 1938.

centre). D'un autre côté, sur la plante laissée intacte (à droite), on voit que ce bourgeon inhibé ne contient presque pas d'hétéroauxine ($0.6^\circ \pm 0.3^\circ$).

Or, un examen attentif de la figure montre que le bourgeon où l'on applique l'hétéroauxine (à gauche) n'est presque pas inhibé par rapport au bourgeon où l'on applique l'eau (au centre). Par contre, à droite, le bourgeon fortement inhibé ne contient presque pas d'auxine.

Nous pensons qu'un tel résultat ne peut pas être interprété comme une action inhibitrice de l'auxine sur le développement du bourgeon, puisque, dans la plante intacte, un bourgeon ne contenant presque pas

d'auxine est fortement inhibé, tandis que dans les autres séries : 1° le développement est à peu près le même avec ou sans application d'hétéroauxine; 2° le contenu des bourgeons en auxine est assez élevé et à peu près le même dans les deux cas.

Un tel résultat nous semble bien plutôt indiquer le phénomène suivant :

Un développement assez rapide du bourgeon produit une forte quantité d'auxine (plantes décapitées : bourgeon de gauche; plante intacte : bourgeon de droite). Quand la croissance d'un bourgeon est fortement inhibée **par un autre bourgeon**, il ne produit presque pas d'auxine (plante intacte, bourgeon de gauche).

Les expériences de FERMANN montrent donc que la présence d'auxine est **l'indication**, le **résultat** d'un développement rapide et que c'est la croissance qui est la cause de l'inhibition.

Ces exemples prouvent que là où il y a croissance active, il y a aussi contenu élevé en auxine, ce qui indique bien que **l'auxine peut être considérée comme le résultat d'une croissance active**.

c) L'AUXINE EN FORTE CONCENTRATION PROVOQUE DES MITOSES RAPIDES.

LAIBACH et FISCHNICH (1935, 54) montrent que l'hétéroauxine stimule les divisions cellulaires dans les épicotyles de *Vicia Faba*.

SNOW (1935, 95) montre que l'application d'auxine purifiée et d'hétéroauxine à l'extrémité supérieure décapitée de plantules d'*Helianthus* provoque l'épaississement de la tige par divisions du cambium.

LA RUE (1935, 55) provoque la formation de tumeurs sur les feuilles de *Mitchella Repens* par application d'excréments de larves d'insectes ou d'hétéro-

auxine. L'application d'hétéroauxine dans de la lanoline sur les feuilles de peuplier y provoque des intumescences.

MULLER (1935, 70) constate que l'application d'hétéroauxine à l'extrémité apicale des entre-nœuds de *Tradescantia* augmente la production des cals.

POVOLOCEKO (1937, 73) provoque la néoformation de bourgeons au sommet décapité de la tige de *Nicotiana tabacum* en y appliquant une pâte contenant des substances de croissance d'orchidée.

LAIBACH (1935, 53) amène la formation de cals sur les épicotyles de *Vicia Faba* par application d'une pâte contenant de l'hétéroauxine.

L'application d'hétéroauxine à l'extrémité distale d'un morceau de feuille de *Begonia Rex* y provoque la formation de bourgeons et de racines (expérience 28).

Signalons, en terminant, les cas innombrables où l'application d'hétéroauxine amène la formation des racines. BOUILLENNE M. et R. (1938, 16) montrent que cette action doit être attribuée à une activation des mitoses cellulaires aux endroits d'application de l'hétéroauxine.

Ces quelques exemples (on pourrait en citer beaucoup d'autres) montrent bien que l'application d'hétéroauxine en forte concentration provoque des mitoses cellulaires rapides.

d) L'AUXINE N'EST PAS LE FACTEUR DES CORRÉLATIONS D'INHIBITION.

Nous pensons que nos expériences mettent suffisamment ce point en évidence pour qu'il ne soit pas nécessaire d'y revenir.

Comment alors interpréter les expériences de THI-

MANN et SKOOG et toutes celles où l'on trouve que l'application d'hétéroauxine inhibe le développement des bourgeons ? Comme LAIBACH et SNOW, nous pensons que cette action est indirecte. Nous pensons que l'effet premier de l'application d'hétéroauxine en concentration élevée (même dans l'expérience de THIMANN et SKOOG la concentration de l'auxine est plusieurs fois plus élevée que celle que l'on trouve dans la plante) est de produire des mitoses cellulaires actives (par exemple activation du cambium, SNOW ; production de cals, LAIBACH). Ces divisions actives inhiberaient par un mécanisme encore inconnu le développement ou la néoformation des bourgeons.

Nous ramenons donc le rôle de l'auxine à deux propriétés :

1° Sa propriété sur la croissance par élongation, propriété qui est bien connue.

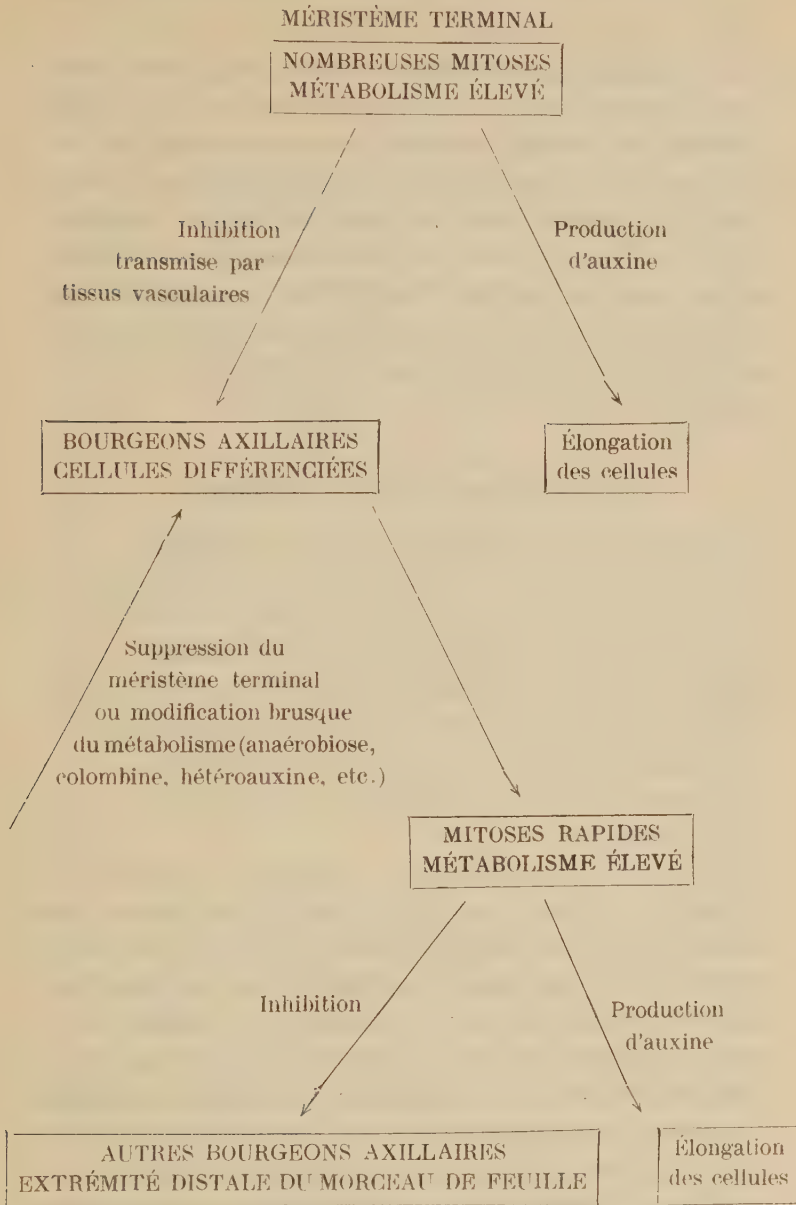
2° Sa propriété de provoquer des mitoses cellulaires.

Nous ajoutons l'hypothèse supplémentaire (contrôlée par de nombreux faits) que des divisions cellulaires actives donnent naissance à de l'auxine.

Cette façon de voir est supportée par le fait que d'autres substances que l'hétéroauxine provoquent le même effet inhibiteur et ont le même effet d'activation des divisions cellulaires.

C'est ainsi que HITCHCOCK (1935, 40) montre que l'inhibition des bourgeons latéraux peut être provoquée par application d'acide indol-acétique, d'acide indol-propionique, d'éthylène ou de propylène à des plantes de Tabac décapitées. BAUGUEN (1935, 4) a trouvé des effets d'inhibition par les acides β 3 indol-pyruvique, β 3 indol-oxyminopropionique et β 3 indol-acrylique.

SCHEMA DES CORRELATIONS D'INHIBITION.



De l'examen de la littérature et de nos expériences, nous interprétons les phénomènes de corrélation d'inhibition de la façon suivante :

Le sommet méristématique exerce une action inhibitrice directe sur le développement des bourgeons axillaires et la néoformation des bourgeons sur les feuilles. Cette action se transmet par les tissus vasculaires de la plante et est liée aux activités de la cellule vivante. Elle est transmise polairement en direction apical-basal. Le facteur d'inhibition n'est pas diffusible dans l'agar, et l'auxine ne peut pas être considérée comme la substance par laquelle s'exercent les corrélations d'inhibition chez le végétal.

2. Les facteurs de la morphogénèse.

Dans l'exposé de la littérature sur la question, nous avons vu que la théorie des « substances formatrices » ne repose encore sur aucun fait précis. Les observations de Sachs (1892, 85) sur la production précoce de fleurs par des boutures de feuille venant de plantes en fleur sont infirmées par WINKLER (1903, 115).

L'explication qu'il en donne ne s'impose pas. Les expériences de DOPOSCHEG-UHLAR (1911, 24) ne sont pas concluantes.

Certes, les essais d'extraits de plantes, d'extraits de levure, etc., sur l'activation de la croissance sont nombreux. Mais, jusqu'à présent, on n'est pas encore arrivé à faire produire des bourgeons par des boutures de feuille qui n'en donnent pas normalement. Les substances que l'on a essayées activent parfois le phénomène, mais ne créent pas des structures dont la plante ne révèle pas elle-même les potentialités. On n'a pas encore mis en évidence chez les végétaux des substances analogues à celles des « organisateurs »

animaux. Nos essais sur *Begonia* sont négatifs à cet égard (expérience 21).

Nous avons vu (p. 230) les expériences que WENT vient de réaliser sur *Pisum Sativum*. Elles ne démontrent en rien, pensons-nous, l'existence d'organiseurs. Elles indiquent le fait très intéressant que les racines produisent des substances nécessaires à la croissance de la tige. Mais les expériences de WENT peuvent parfaitement s'interpréter avec la théorie des « précurseurs » de l'auxine de FERMANN.

DOSTAL (1937, 27) a réalisé des expériences intéressantes sur l'influence de l'auxine sur la morphogénèse des bourgeons de *Circaea*. Il arrive à modifier la qualité des bourgeons axillaires par application d'hétéroauxine. Le résultat final diffère d'après l'endroit d'application de la pâte, d'après la concentration, d'après la région d'origine de la plante mère. Par exemple, à l'apex, sur des bourgeons isolés de la plante qui naturellement auraient donné des fleurs, l'application de la pâte à substance de croissance provoque une modification dans la nature des bourgeons, modification qui résulte dans la production d'« Ausläufer » ou de « Knöllchen » à la place des fleurs.

L'action de l'hétéroauxine dans ces expériences est encore obscure. Ce n'est en tout cas pas l'action d'un organisateur de structure, car son action dépend de la concentration et de l'endroit d'application de la pâte. Nous pensons que l'hétéroauxine agirait dans ce cas comme un activant de certaines particularités physiologiques du bourgeon, particularités qui seraient spécifiques d'une structure déterminée. Les expériences de DOSTAL donneraient, croyons-nous, des précisions intéressantes si on les orientait dans ce sens.

Nos expériences montrent aussi que l'hétéroauxine doit être considérée comme un activant des mitoses et non comme un organisateur de structures, puisque son application à l'extrémité distale de morceaux de feuille provoque à la fois la formation de racines et de bourgeons (expérience 28).

R. et M. BOUILLENNE (1938, 16) trouvent que chez *Balsamine impatiens* l'hétéroauxine doit aussi être considérée comme un activant et non comme une substance formatrice de racines.

Nous pensons que l'hypothèse des substances formatrices peut constituer une base de travail fructueuse, mais à condition qu'on ne veuille pas l'utiliser comme un passe-partout permettant d'expliquer, sans expérience trop difficile, les cas les plus compliqués. Quand, par exemple, on dit que les toutes jeunes feuilles de *Begonia Rex* ne donnent pas de bourgeons parce qu'elles ne contiennent pas de substances formatrices de bourgeons, c'est comme si l'on n'avait rien dit.

La théorie des substances formatrices est un outil utile lorsqu'elle attire l'attention sur l'influence probable de certaines substances qui, transportées d'une partie du végétal à l'autre, y joueraient un rôle assez semblable à celui des hormones ou des vitamines chez les animaux, quand elle met en évidence des facteurs de corrélations qui existent entre les diverses parties d'un organisme et quand elle oriente les recherches vers l'isolement de ces substances.

Mais, envisagée comme elle l'a été trop souvent jusqu'ici, comme une expression commode des faits que l'on ne comprend pas, elle justifie pleinement l'opinion de PRIESTLEY et SWINGLE (1929, 82) (p. 80) : « The phraseology of the « formative stuffs » hypothesis is still usually employed and in this field is

found the only positive experimental evidence which has been brought forward in support of such hypothesis ».

Si donc des facteurs internes peuvent agir d'un tissu sur l'autre, il ne faut pas perdre de vue dans l'étude de la néoformation des bourgeons que le facteur essentiel est la cellule qui va donner ces bourgeons. Toutes nos expériences montrent bien l'importance primordiale du facteur cellulaire. L'hérédité, l'âge de la cellule, la nature du tissu sont les facteurs fondamentaux.

Nous pensons que la contribution la plus utile que l'on puisse apporter à l'étude des phénomènes de néoformation, c'est d'étudier les différences physico-chimiques, métaboliques et autres qui distinguent les cellules capables de former des bourgeons des cellules qui n'en donnent pas, qui distinguent les cellules en train de former des bourgeons de ces mêmes cellules quand elles n'en donnent pas.

A ce point de vue, les expériences que nous avons réalisées sur l'étude du métabolisme de respiration et de fermentation ont apporté des précisions importantes. Nous avons montré que la production des bourgeons s'accompagne d'une augmentation intense de la respiration comme de la fermentation. Il est intéressant de rappeler qu'une modification considérable du métabolisme (anaérobiose, par exemple) provoque la formation de bourgeons par des tissus qui autrement n'en donnent pas. Nos recherches concordent avec les travaux de WARBURG (1928, 111), sur les animaux, qui montrent que les tissus jeunes (embryon de poulet) sont caractérisés par une activité de respiration et de fermentation intense.

RESUME.

Sauf quand nous le signalons, les résultats résumés ici ont eu *Begonia Rex* Putz. comme matériel d'expérience.

1° La tige exerce une action inhibitrice directe sur la néoformation des bourgeons par la feuille (expérience 1);

2° Le facteur d'inhibition n'est pas diffusible dans l'agar (expérience 2);

3° L'hétéroauxine n'inhibe pas la néoformation des bourgeons sur la feuille (expériences 2 et 12);

4° L'action inhibitrice est transmise par les nervures de la feuille (expérience 3);

5° Des différences dans le pourcentage en sucres solubles, dans le contenu en eau des tissus ou dans la valeur du pH, ne peuvent expliquer la localisation des bourgeons à l'extrémité proximale des morceaux de feuille (expériences 7, 10, 11).

6° La translocation polaire en direction proximal-distal d'un facteur d'inhibition interprète la polarité des morceaux de feuille (expériences 4, 12);

7° La néoformation des bourgeons est un caractère héréditaire dominant chez les Bégonias (expérience 14);

8° Les feuilles jeunes ont une faculté de néoformation moindre que les feuilles adultes et les feuilles provenant de méristèmes jeunes produisent des néoformations moins facilement que les feuilles provenant de méristèmes adultes (expérience 15).

9° L'épiderme est indispensable pour la production des bourgeons. Les autres tissus de la nervure ne sont pas nécessaires (expériences 16, 17, 18, 19, 20);

10° Des extraits de *Begonia Princeps* ou de la

« colombine » ne font pas produire des bourgeons par des plantes qui n'en forment pas naturellement (expérience 21);

11° Des conditions d'anaérobiose amènent la formation de bourgeons à l'extrémité distale des morceaux de feuille (expériences 22, 23, 24, 25);

12° La « colombine » augmente de façon étonnante la production des bourgeons et détruit la polarité des morceaux de feuille (expériences 26, 27);

13° L'hétéroauxine fait venir des bourgeons et des racines à l'extrémité distale des morceaux de feuille (expérience 28);

14° Le métabolisme des racines de *Cichorium Intybus*, des tiges de *Populus Nigra*, des feuilles de *Begonia Rex* augmente fortement au moment de la production des bourgeons (expériences 30, 31, 32).

Nous tirons de ces expériences les conclusions générales suivantes, dont chaque point a été démontré dans ce travail :

Arrivées à un certain état de maturité, les cellules épidermiques de Begonia Rex possèdent héréditairement les potentialités de donner naissance à des méristèmes de tige. Les autres tissus de la feuille ne manifestent pas ce pouvoir.

Sous l'influence d'une action inhibitrice transmise en direction proximal-distal par les nervures des feuilles, ces potentialités sont bloquées.

Par suppression de l'action inhibitrice ou modification intense du métabolisme de ces cellules, elles entrent en voie de mitoses rapides, manifestent une respiration intense et donnent naissance à un méristème de tige.

Institut de Botanique,
Laboratoire de Physiologie végétale.
Université de Liège.

LISTE BIBLIOGRAPHIQUE.

1. ALBAUM, H.-G. (1938), Inhibitions due to growth hormones in fern prothallia and sporophytes (*Am. J. of Bot.*, XXV, 2, 124-132).
2. APPLEMAN, C. (1918), Special growth promoting substances and correlation (*Science*, XLVIII, 319-320).
3. AVERY, G.-S. (1935), Differential distribution of a phytohormone in the developing leaf of *Nicotiana*, and its relation to polarised growth (*Bull. Torrey Bot. Club*, LXII, 313-330).
4. BAUGUESS, L.-C. (1935), Plant responses to some indole derivatives (*Am. J. of Bot.*, XXII, 910-935).
5. BENNETT, J.-P., et SKOOG, F. (1938), Preliminary experiments on the relation of growth-promoting substances to the rest period in fruit trees (*Plant Physiology*, XIII, 2, 219-226).
6. BEYERINCK, M.-W. (1887), Beobachtungen und Betrachtungen über Wurzelknospen und Nebenwurzeln (*Verhand. K. Akad. Wetensch. Amsterdam*, XXV, 146 p.).
7. BONNER, J. (1937), The role of vitamins in plant development (*Bot. Rev.*, III, 616-640).
8. BOUILLENNE, R. (1928), Anatomical material for the study of growth differentiation in higher plants (*Plant Phys.*, III, 459-471).
9. BOUILLENNE, R., et BELTCHEVA, H. (1932), Concentration des sucres totaux dans les boutures de *Salix* sp. et de *Cacalia articulata* (*C. R. Soc. belge Biol.*, 109, 575).
10. BOUILLENNE, R., et WENT, F. (1933), Recherches expérimentales sur la néoformation des racines dans les plantules et les boutures des plantes supérieures (*Ann. J. Bot. Buitenzorg*, XLIII, 25-202).
11. BOUILLENNE, M. et R. (1933), Les sucres solubles dans *Mercurialis perennis* L. (*Bull. Acad. roy. Belg.*, Cl. d. Sc., 849-866).
12. BOUILLENNE, R., et PREVÔT, P. (1934), Recherches expérimentales sur les phénomènes de néoformation chez *Begonia Rex* Putz. (*Bull. Acad. roy. Belg.*, Cl. d. Sc., XX, 6, 584-609 [suite]).
13. BOUILLENNE, R., et PREVÔT, P. (1934), Recherches expérimentales sur les phénomènes de néoformation chez *Begonia Rex* Putz. (*Bull. Acad. roy. Belg.*, Cl. d. Sc., XX, 7, 723-737 [fin]).
14. BOUILLENNE-WALRAND, M., et PREVÔT, P. (1937), Sur l'utilisation de la méthode manométrique de Dixon et Keilin pour la mesure de la respiration cellulaire (*Bull. Soc. roy. Sc. Liège*, XII, 398-404).

15. BOUILLENNE, R. (1937), L'action des phytohormones sur la croissance, la division des cellules et l'organogénèse (*Bull. Soc. roy. Sc. Liège*, XI, 334-344).
16. BOUILLENNE, R. et M. (1938), Contribution à l'étude des facteurs de la néoformation et de la croissance des racines. Rhizocaline. Hétéroauxine. Acides aminés. Vitamine B (*Bull. Soc. roy. Bot. Belg.*, LXXI, 1, 43-67).
17. BOYSEN-JENSEN, P. (1936), *Growth hormones in plants* (Mc Graw-Hill, 268 p.).
18. CHILD, C.-M., and BELLAMY, A.-W. (1919), Physiological isolation by low temperature in Bryophyllum and other plants (*Science*, L, 362-365).
19. CHOUARD, P. (1934), La multiplication végétative et le bourgeonnement chez les plantes vasculaires (*Act. Scient. et Indust.*, Herman, Paris, 48 p.).
20. CROOKS, O. (1933), Histological and Regenerative studies on the Flax Seedling (*Bot. Gaz.*, XCV, 2, 209-239).
21. DAGYS, J. (1935), Wuchsstoffe der Mikroorganismen in embryonalen Geweben und im Blutungssafte (*Protopl.*, XXIV, 1, 14-91).
22. DELARGE, L. (1936), Note sur la différenciation des bourgeons et des racines et la production de tissu indifférencié chez *Crinum Capense* L. (*Bull. Soc. roy. Bot. Belg.*, LXIX, 1, 29-38).
23. DIXON (1934), *Manometric methods* (Cambridge Univ. Press).
24. DOPOSCHEG-UHLAR, J. (1911), Studien zur Regeneration und Polarität der Pflanzen (*Flora*, CII, 24-86).
25. DOSTAL, R. (1926), Ueber die wachstumsregulierende Wirkung des Laubblattes (*Acta Soc. Sc. Nat. Morav.*, III, 83-209, d après Ferman, 1938).
26. DOSTAL, R. (1937), Vergleich der Hemmungswirkung von B-Indolyllessigsäure mit den natürlichen Korrelationshemmungen (*Acta Soc. Sc. Nat. Morav.*, X, 5, 1-15).
27. DOSTAL, R., et HOSEK, M. (1937), Ueber den Einfluss von Heteroauxin auf die Morphogenese bei *Circaea* (das Sachssche Phänomen) (*Flora*, XXXI, 263-286).
28. DUBUISSON, M. (1937), A method of recording pH changes of a muscle during activity (*J. Phys.*, XC, 1-2).
29. ELMER, O.-H. (1936), Growth inhibition in the potato caused by a gas emanating from apples (*J. of Ag. Res.*, LII, 8, 609-626).
30. ERRERA, L. (1904), Conflits de préséance et excitations inhibitoires chez les végétaux (*Bull. Soc. roy. Bot. Belg.*, XLII, 27).
31. FERMAN, J.-H. (1938), The role of Auxin in the correlative inhibition of the development of lateral buds and shoots (*Rec. Trav. Bot. Néerl.*, XXXV, 177-287).

32. FISCHNICH, O. (1938), Die Rolle des Wuchstoffes bei der Bildung von Adventivsprossen und Wurzeln (*Ber. d. deut. Bot. Ges.*, LVI, 4, 144-152).
33. GOEBEL, K. (1905), Allgemeine Regenerationsproblem (*Flora*, XCIV, 384-411).
34. GUTHRIE, J.-D. (1938), Effect of ethylene thiocyanohydrin, ethyl carbylamine and indoleacetic acid on the sprouting of potato tubers (*Cont. B. Thomp. Inst.*, IX, 3, 265-272).
35. HAGEMANN, A. (1931), Untersuchungen an Blattstecklingen (*Die Gartenbauwissenschaft*, VI, 69-195).
36. HARIG, A. (1931), Untersuchungen über die experimentelle Beeinflussbarkeit von Wachstumsvorgängen bei vegetativer fortpflanzung und Regeneration (*Planta*, XV, 43-104).
37. HARTSEMA, A.-M. (1926), Anatomische und experimentelle Untersuchungen über das Auftreten von Neubildungen an Blättern von *Begonia Rex* (*Rec. d. Trav. Bot. Néerl.*, XXIII, 305-362).
38. HAWKER, L. (1933), The effect of temperature on the geotropism of seedlings of *Lathyrus odoratus* (*Ann. Bot.*, XLVII, 503-515).
39. HENROTIN, M. (1934), Contribution à l'étude du mode de ramification des tiges chez les végétaux dicotylés. Anatomie de la tige et des bourgeons axillaires sériés dans le genre juglans (*Thèse Institut Bot. Univ. Liège*, Lab. Morph. Végét.).
40. HITCHCOCK, A.-E. (1935), Tobacco as a test plant for comparing the effectiveness of preparations containing growth substances (*Cont. Boyce Thompson Inst.*, VII, 349-364).
41. JANSE, J.-M. (1925), Ernährung, Adventivbildung und Polarität (*Flora*, CXVIII-CXIX, 257-288).
42. JONES, W.-N. (1925), Polarity Phenomena in Seakale Roots (*Ann. of Bot.*, XXXIX, 359-372).
43. KAKESITA, K. (1930), Experimental Studies on Regeneration in *Bryophyllum calycinum* (*Jap. Journ. of Botany*, V, 2, 220-252).
44. KOGL, F., et KOSTERMANS, D. (1934), Heteroauxin als Stoffwechselprodukt niederer pflanzlicher Organismen Isolierung aus Hefe (*Hoppe-Seyl. Zeitschr. Phys. Chem.*, LXXIX, 1272-1273, d'après Boysen-Jensen, 1936).
45. KOK, A.-C.-A. (1932), Ueber den transport Körperfremder Stoffe durch parenchymatisches Gewebe (*Rec. Trav. Bot. Néerl.*, XXX, 23-139).
46. KRENKE, N.-P. (1933), *Wundkompensation, Transplantation und Chimären bei Pflanzen* (J. Springer, Berlin, 934 p.).
47. KUPFER, E. (1907), Studies in plant regeneration (*Mem. of Torrey Bot. Club*, XII, 3, 195-241).

48. KUPPER, W. (1906), Ueber Knospenbildung an Farnblättern (*Flora*, **XCVI**, 337-408).
49. KUSTER, E. (1903), Beobachtungen über Regenerationserscheinungen an Pflanzen (*Beih. Bot. Centralbl.*, **XIV**, 316-326).
50. KUSTER, E. (1904), Beiträge zur Kenntnis der Wurzel- und Sprossbildung an Stecklingen (*Jahrb. f. wiss. Botanik.*, **XL**, 279-302).
51. KWASNIKOV, B.-V. (1937), La multiplication végétative de la Chicorée au moyen de la régénération des boutures de la racine (*Bull. Ac. Sc. U. R. S. S.*, Ser. biol., **II**, 333-392).
52. LAIBACH, O. (1933), Wuchsstoffversuche mit lebenden Orchideenpollinien (*Ber. deutsch. Bot. Ges.*, **LI**, 336-340).
53. LAIBACH, O. (1935), Ueber die Auslösung von Kallus- und Wurzelbildung durch B-Indolylessigsäure (*Ber. deutsch. Bot. Ges.*, **LIII**, 359-364).
54. LAIBACH, O., et FISCHNICH, O. (1935), Ueber eine Testmethode zur Prüfung der Kallusbildenden Wirkung von Wuchsstoffpasten (*Ber. deutsch. Bot. Ges.*, **LIII**, 469-477).
55. LA RUE, C. (1935), The role of auxin in the development of intumescences on poplar leaves; in the production of cell outgrowths in the tunnels of leaf-miners; and in the leaf-fall of *Coleus* (*Am. Journ. Bot.*, **XXII**, 908).
56. LE FANU, B. (1936), Auxin and correlative inhibition (*New Phytol.*, **XXXV**, 3, 205-220).
57. LINDEMUTH, H. (1903), Weitere Mitteilungen über regenerative Wurzel- und Sprossbildung auf Laubblättern (Blattstecklingen) (*Gartenflora*, **LII**, 619-625, d'après Priestly et Swingle, 1929).
58. LOEB, J. (1915), Rules and mechanism of inhibitions and correlation in the regeneration of *Bryophyllum calycinum* (*Bot. Gaz.*, **LX**, 249-276).
59. LOEB, J. (1917), Influence of the leaf upon root formation and geotropic curvature in the stem of *Bryophyllum calycinum* and the possibility of a hormone theory of these processes (*Bot. Gaz.*, **LXIII**, 25-50).
60. LOEB, J. (1917), The chemical basis of axial polarity in regeneration (*Science N. S.*, **XLVI**, 547-551).
61. LOEB, J. (1920), Quantitative laws in regeneration (*J. gen. Phys.*, **II**, 297-307).
62. LONAY, H. (1928), Les satellites libéro-ligneux (*Mém. Acad. roy. Belg.*, Cl. d. Sc., **IX**, 1-33).
63. LUGOWI, M.-I. (1936), General characteristics of the regeneration process in *Scorzonera Tau Saghyz* Lipschitz et Bosse (*Univ. d'Etat de Kiew, Bull. Sc. Rec. Biol.*, **II**, 101-118).

64. MAC CALLUM, W.-B. (1905), Regeneration in plants (*Bot. Gaz.*, LXXVI, 97-120 et 241-263).
65. MAYER et PLANTEFOL (1924), Equilibre des constituants cellulaires et intensité des oxydations de la cellule. Inhibition et oxydation. Cas des plantes reviviscentes (*C. R. Ac. Sc. Paris*, 178).
66. MEHRlich, F. (1931), Factors affecting growth from the foliar meristems of *Bryophyllum calycinum* (*Bot. Gaz.*, XCII, 2, 113-140).
67. MILLOT, J. (1931), *Cicatrisation et régénération* (Armand Collin, Paris, 204 p.).
68. MOGK (1913), Untersuchungen über Korrelationen von Knospen und Sprossen (*Arch. Entw. mech.*, XXXVIII, 584-681, d'après Fermann, 1938).
69. MORELAND, C.-F. (1934), Factors affecting the development of the cotyledonary buds of the common bean, *Phaseolus vulgaris* (*Cornell Ag. Exp. St. Mem.*, CLXVIII, 1-28).
70. MULLER, A.-M. (1935), Ueber den Einfluss von Wuchstoff auf das Austreiben der Seitennospen und auf die Wurzelbildung (*Jahrb. f. wiss. Bot.*, LXXXI, 3, 497-540).
71. OSSENBECK, C. (1927), Kritische und experimentelle Untersuchungen an *Bryophyllum* (*Flora*, CXXII, 342-387).
72. PILKINGTON, M. (1929), The regeneration of the stem apex (*New Phytol.*, XXVIII, 1, 37-53).
73. POVOLOCHKO, P.-A. (1937), Regeneration experiments in *Nicotiana tabacum* (*Bull. of Applied Botany*, II, 7, 113-126).
74. PREVOT, P., et BOUILLENNE, R. (1933), Recherches expérimentales sur les phénomènes de néoformation chez *Begonia Rex* (*Bull. Ac. roy. Belg.*, Cl. d. Sc., XIX, 8-9, 945-960).
75. PREVOT, P. (1935), La néoformation des bourgeons chez *Begonia Rex* Putz. (*C. R. Soc. Biol.*, CXX, 797).
76. PREVOT, P. (1935), La néoformation des bourgeons chez *Begonia Rex* Putz. (suite) (*Bull. Soc. roy. Sc. Liège*, XI, 316-320).
77. PREVOT, P. (1936), La néoformation des bourgeons chez *Begonia Rex* Putz. (suite) (*C. R. Soc. Biol.*, CXXI, 884.).
78. PREVOT, P. (1937), Influence des conditions d'anaérobiose dans la néoformation des bourgeons chez *Begonia Rex* Putz. (*Bull. Soc. roy. Sc. Liège*, VIII-IX-X, 284-286).
79. PREVOT, P. (1937), Influence de l'engrais « colombine » sur la néoformation des bourgeons chez *Begonia Rex* Putz. (*Bull. Soc. roy. Sc. Liège*, XII, 428-434).
80. PREVOT, P. (1938), Influence de l'hétéroauxine (acide 3 B indol-acétique) sur la néoformation des bourgeons chez *Begonia Rex* Putz. (*Bull. Soc. roy. Sc. Liège*, III et IV, 284-288).

81. PREVOT, P. (1938), Relation entre l'épiderme et les autres tissus de la feuille dans la néoformation des bourgeons chez *Begonia Rex* Putz. (*Bull. Soc. roy. Sc. Liège*, III et IV, 288-294).
82. PRIESTLEY, J., et SWINGLE, F. (1929), Vegetative propagation from the standpoint of plant anatomy (*U. S. A. Depart. of Agric., Techn. Bull.*, CLI, 1-98).
83. REED, E. (1923), Hypothesis of formative stuffs as applied to *Bryophyllum calycinum* (*Bot. Gaz.*, LXXV, 113-142).
84. REGEL, F. (1876), Die Vermehrung der Begoniaceen aus ihren Blättern (*Jena Z. Naturwiss.*, X, 447-492).
85. SACHS, J. (1892), Physiologische Notizen; I (*Flora*, LXXV, 1-3).
86. SCHOUTEDEN-WERY, J. (1922), Quelques expériences de régénération de bourgeons chez les racines de Chicorées (*Rec. Inst. Bot. Leo Errera*, X, 2, 173-185).
87. SIMON, S. (1908), Experimentelle Untersuchungen über die Differenzierungsvorgänge im Kallusgewebe von Holzgewachsen (*Jahrb. f. wiss. Bot.*, XLV, 351-478).
88. SMALL, J. (1929), *Hydrogen-Ion concentration in plant cells and tissues* (Protoplasma Monographien).
89. SMITH, E. (1918), The cause of proliferation in *Begonia phyllomanica* (*Proc. nation. Ac. Sc. U. S. A.*, V, 36-37).
90. SNOW, R. (1925), The correlative inhibition of the growth of axillary buds (*Ann. of Bot.*, XXXIX, 156, 841-859).
91. SNOW, R. (1929), The young leaf as the inhibiting organ (*New Phytol.*, XXVIII, 5, 345-358).
92. SNOW, R. (1929), The transmission of inhibition through dead stretches of stem (*Ann. Bot. London*, XLIII, 170, 261-267).
93. SNOW, R. (1931), Experiments on growth and inhibition. II. New Phenomena of inhibition (*Proc. Roy. Soc. B.*, CVIII, 305-316).
94. SNOW, R. (1932), Experiments on growth an inhibition. III. Inhibition an growth promotion (*Proc. Roy. Soc. B.*, CXI, 86-105).
95. SNOW, R. (1935), Activation of cambial growth by pure hormones (*New Phytol.*, XXXIV, 5, 347-360).
96. SNOW, R. (1937), On the nature of correlative inhibition (*New Phytol.*, IV, 283-300).
97. SNOW, R. (1938), On the upward inhibiting effect of auxin in shoots (*New Phytol.*, XXXVII, 2, 173-185).
98. SODING, H. (1937), Wuchsstoff und Kambiumtätigkeit der Bäume (*Jahrb. wiss. Botanik.*, LXXXIV, 4, 637-670).
99. SODING, H. (1938), Wuchsstoffbildung und Wuchsstoffverteilung in der Kompositenstande *Heliopolis leavis* im Laufe einer Vegetationsperiode (*Flora*, XXXII, 4, 425-446).

100. THIMANN, K.-V., et SKOOG, F. (1933), Studies on the growth hormone of plants. III. The inhibiting action of the growth substance on bud development (*Proc. Nat. Ac. Sc.*, XIX, 714-716).
101. THIMANN, K.-V., et SKOOG, F. (1934), On the inhibition of bud development and other functions of growth substance in *Vicia faba* (*Proc. Roy. Soc. B.*, CXIV, 317-339).
102. THIMANN, K.-V., et WENT, F. (1934), On the chemical nature of the root forming hormone (*Proc. K. Akad. Wetensch. Amsterdam*, XXXVII, 456-459).
103. THIMANN, K.-V. (1937), On the nature of inhibitions caused by auxin (*Am. J. of Bot.*, XXIV, 7, 407-412).
104. TITTMANN, H. (1895), Physiologische Untersuchungen über Kalusbildungen an Stecklingen holziger Gewächse (*Jahrb. f. wiss. Bot.*, XXVII, 164-195).
105. TWELE, H. (1929), Untersuchungen über regenerative organbildung an Wurzeln (*These Hambourg*, 33 p.).
106. UHROVA, A. (1934), Ueber die hormonale Natur der Hemmungswirkung der Blätter bei *Bryophyllum crenatum* (*Planta*, XXII, 411-427).
107. VEGIS, A. (1931), On the interruption of the winter rest period of the winter buds of *Hydrocharis morsus Ranae* L. by the water bath of the high temperature and short duration (*Bull. Soc. Biol. Lettonie*, II, 116-127).
108. VEGIS, A. (1937), Premature sprouting induced by heteroauxin (indolylacetic acid) (*Bull. Soc. Biol. de Lettonie*, VII, 88-102).
109. VOCHTING, H. (1878), *Ueber Organbildung im Pflanzenreich*. (I Theil, Bonn, 258 p., d'après Priestley et Swingle, 1929).
110. WAKKER, J.-H. (1885), *Onderzoekingen over adventieve Knoppen* (Haarlem, 106 p., d'après Priestley et Swingle, 1929).
111. WARBURG, O. (1928), *Métabolisme cellulaire et métabolisme des tumeurs* (Paris, 1928).
112. WENT, F.-W. (1928), Wuchsstoff und Wachstum (*Rec. Trav. Bot. Néerl.*, XXV, 1-116).
113. WENT, F.-W., et THIMANN, K.-V. (1937), *Phytohormones* (Mac Millan Cy, 294 p.).
114. WENT, F.-W. (1938), Specific factors other than auxin affecting growth and root formations (*Plant Phys.*, XIII, 1, 55-80).
115. WINKLER, H. (1903), Ueber regenerative Sprotzbildung auf den Blättern von *Torenia asiatica* L. (*Ber. d. deutsch. Bot. Ges.*, XXI, 96-107).
116. WINKLER, H. (1908), Ueber die Umwandlung des Blattstieles zum Stengel (*Jahrb. f. wiss. Bot.*, XLV, 1-82).

TABLE DES MATIERES.

INTRODUCTION	175
Position du problème	176
Les méristèmes	177
Choix de la méthode de recherches..	180
CHAPITRE PREMIER. — <i>Etat actuel du problème</i>	184
1. La néoformation des bourgeons sur la feuille de <i>Begonia Rex</i>	184
2. Les corrélations l'inhibition... ..	187
3. La morphogénèse..	217
CHAPITRE II. — <i>Les corrélations d'inhibition chez Begonia Rex</i>	231
1. Centre d'attraction? Action inhibitrice?... ..	231
2. L'auxine est-elle la substance inhibitrice?	234
3. Par quel tissu se transmet l'action inhibitrice?... ..	238
4. La « polarité » des morceaux de feuilles de <i>Begonia Rex</i>	240
5. Comparaison entre les extrémités proximale et distale..	242
A. Pourcentage en sucres solubles... ..	242
B. Pourcentage en eau... ..	245
C. Différence de pH..	250
Conclusions générales du Chapitre II	258
CHAPITRE III. — <i>La Morphogénèse des bourgeons chez Begonia Rex</i>	259
1. Importance du facteur cytologique	260
A. Caractère héréditaire des phénomènes de néoformation	260
B. Influence de l'âge de la feuille et de la plante... ..	264
C. Relation entre l'épiderme et les autres tissus de la feuille dans la production des bourgeons	269
D. Essai pour faire donner des bourgeons à des plantes qui n'en forment pas normalement	276

2. Production expérimentale de bourgeons à l'extrémité distale des morceaux de feuille..	277
A. Influence de l'anaérobiose ..	277
B. Influence de l'engrais « colombine » ..	285
C. Influence de l'hétéroauxine...	292
Conclusions générales du Chapitre III...	294
CHAPITRE IV. — <i>Le Métabolisme (respiration-fermentation) des bourgeons de néoformation...</i>	294
Choix du matériel ..	295
1. Utilisation de la méthode oedimétrique de LAULANIE-PLANTEFOL...	296
2. Utilisation de la méthode manométrique de DIXON et KEILIN..	298
A. <i>Cichorium Intybus</i> ..	298
B. <i>Populus nigra</i> , ..	309
C. <i>Begonia Rex</i> ..	310
Conclusions générales du Chapitre IV...	316
CHAPITRE V. — <i>Discussion générale...</i>	317
1. Corrélations d'inhibition...	317
A. Centre d'attraction ou action inhibitrice? ..	317
B. Translocation de l'action inhibitrice ..	319
C. Facteurs d'inhibition..	320
2. Les facteurs de la morphogénèse.	328
RÉSUMÉ ..	332
LISTE BIBLIOGRAPHIQUE.	334
TABLE DES MATIÈRES ..	341

LE JEUNIA

BULLETIN

DES

BOTANISTES LIÉGEOIS

Tome II

Fascicule 1

Janvier 1938

Editions J. D. L.

COMPTE-RENDU DES EXCURSIONS PHANÉROGAMIQUES
ORGANISÉES EN 1937

PAR LE CERCLE DE BOTANIQUE LIÉGEOIS

par

ARTHUR MARÉCHAL

47^{me} EXCURSION DU 23 MAI A HAMOIR, FILOT ET SY.

Partis à 9.33 h. de la gare des Guillemins par un soleil resplendissant et chaud, nous arrivons à Hamoir, lieu du rendez-vous. Nous sommes dix-neuf participants : M^{lles} LACQUEMANT et ALB. MARÉCHAL ; MM. CHAINAYE, COPPÉE, DAMBLON, DARIMONT, FONTAINE, HENIN, JACQUEMIN, LOUIS, A. MARÉCHAL, P. MARÉCHAL, le D^r MATAGNE, MOUREAU, PAIN, PREVOT et M^{me} SÉPULCHRE et WILLAM.

Se sont fait excuser : MM. MATHIEU et le D^r WÉRY.

Nous empruntons la route de Filot, guidés par M. DARIMONT, jeune étudiant plein de promesses et que son séjour réitéré et prolongé dans la contrée, met à même de très bien connaître la topographie et la flore de la région. Nous suivons à droite un sentier abrupt, serpentant à l'ombre d'un bois croissant sur substratum frasnien, pour aboutir au sommet de la bande calcaire du dévonien supérieur.

Remarqué au début *Sesleria caerulea* L. déjà passée et dont les fortes racines sont enfoncées dans les fentes colmatées des roches. En association (au sens large et non phytosociologique) arborescente, nous notons : *Quercus Robur* L., *Carpinus Betulus* L., *Corylus avellana* L., *Rhamnus frangula* L. ; en sous-bois, association d'espèces herbacées, entre autres : *Veronica chamaedrys* L., *Deschampsia caespitosa* (L.) P. BEAUV., *Brachypodium silvaticum* (HUDS.) ROEM. et SCHULT., *Poa*

nemoralis L., *Fragaria vesca* L., *Polygonatum multiflorum* (L.) ALL., *Sanicula europaea* L., *Platanthera chlorantha* (CUSTER) REICH., *Listera ovata* (L.) R. BR., *Neottia nidus-avis* (L.) RICHER.

En bordure le long du sentier se présentent : *Melampyrum pratense* L., *Lamium galeobdolon* (L.) CRANTZ., *Anthoxanthum odoratum* L., et à la lisière supérieure du bois *Trifolium medium* L.. Plus à l'Ouest se trouve une riche station de *Daphne mezereum* L..

Les champs cultivés et les prairies sèches du plateau ne nous offrent guère de plantes messicoles : résultat de l'emploi des graines sélectionnées et des progrès réalisés dans le travail mécanique du sol.

Voici des pelouses sèches sur calcaire fissuré et schiste noduleux : les brèches profondes de la roche renferment une argile calcique exploitée par les habitants de l'endroit. C'est la « Marnière de Pilot ».

L'endroit est propice aux plantes calcicoles. Nous notons les suivantes : *Potentilla verna* L., *Fragaria vesca* L., *Asplenium ruta-muraria* L., *Cerastium arvense* L., *Alsine* (*Minuartia*) *tenuifolia* (L.) CRANTZ., *Arenaria serpyllifolia* L., *Silene nutans* L., *Helleborus fœtidus* L., *Aquilegia vulgaris* L., *Arabis hirsuta* SCOP., *Erophila verna* L., *Sedum acre* L., *Saxifraga tridactylites* L., *Genista sagittalis* L., *Genista tinctoria* L., *Anthyllis vulneraria* L., *Geranium Robertianum* L., *Helianthemum nummularium* (L.) MILL., *Viola hirta* L., *Primula officinalis* (L.), *Myosotis arvensis* (L.) HILL., *Thymus serpyllum* L., *Galium verum* L., *Knautia arvensis* (L.) COULT., *Achillea millefolium* L., *Carlina vulgaris* L., *Hieracium pilosella* L., *Origanum vulgare* L., *Vincetoxicum officinale* MOENCH., *Sanguisorba minor* SCOP., *Cirsium acaule* (L.) WEBER, *Ophrys muscifera* HUDS., *Orchis mascula* L., *Aceras anthropophora* (L.) R. BR., *Cœloglossum viride* (L.) RICH., *Carex glauca* MURR..

Orchis ustulata L. signalé dans une prairie voisine n'a pas été revu. En août-septembre s'observent, en pieds disséminés, *Gentiana ciliata* L. et *G. germanica* WILLD..

Toutes ces espèces croissent sur une couche limoneuse humique de faible épaisseur recouvrant la roche, ou bien sont disséminées, comme les orchidées, dans les masses herbeuses de *Festuca ovina* L. et var. *duriuscula* (L.) KOCH, graminées dominées par le chaume non encore fleuri de *Bromus erectus* HUDS.. Celui-ci du reste, colonise tous les sommets calcaires des étages frasnien, couvinien et givétien de la contrée.

Après le repas de midi pris en pique-nique, nous entrons dans une sapinière, ce qui permet aux mycologues de récolter quelques espèces fongiques. Quelques beaux spécimens d'*Orchis latifolia* L. et d'*O. mascula* L. sont admirés.

Nous sommes bientôt sur les hauteurs dominant My ; sur un sommet

dénudé, formé de schiste et de grès couviniens, recouverts d'une terre de «bruyère», nous observons une végétation arbustive et herbacée nettement silicicole : *Sarothamnus scoparius* (L.) WIMM., *Genista pilosa* L., *Polygala vulgaris* L., *Viola silvestris* LAM., *Calluna vulgaris* (L.) HULL., *Pedicularis silvatica* L., *Orchis morio* L., *Carex pilulifera* L., *Galium hercynicum* WEIß., *Rhamnus frangula* L..

Dans un champ contigu nous récoltons : *Scandix pecten-Veneris* L., *Veronica Tournefortii* GMEL., *Scleranthus annuus* L., *Alchemilla arvensis* (L.) SCOP..

Quelques minutes de repos à My et nous voilà dans la vallée de la Lambrée, riviérette intéressante au point de vue de l'hydrologie souterraine.

Nous continuons notre chemin vers Izier pour explorer les «vieilles carrières» où nous retrouvons les mêmes plantes qu'à Filot avec en plus : *Carex caryophyllea* LA TOUR, *Dryopteris Linnaeana* CHRIST, *Antennaria dioica* GAERTN. Partout, *Bromus erectus* d'une belle vigueur.

C'est notre dernière étape et il est temps de songer au retour, car le soleil baisse à l'horizon. Par les chemins de campagne, les guérets et les champs, nous nous acheminons vers les rochers frasniens de Sy, lesquels surplombent la petite gare de ce coin enchanteur.

Quelques minutes d'attente et le train nous emporte vers Liège.

Espèces mycologiques récoltées au cours de l'herborisation : *Tricholoma Georgii* FR., *Pholiota mutabilis* SCH., *Stropharia semiglobata* BATSCH, *Flammula carbonaria* FR., *Nematoloma fasciculare* HUDS., *Sarcosphaera eximia* (DUR. ET LÉV.) R. MAIRE, *Acetabula* sp..



48^{me} EXCURSION DU 13 JUIN A VISÉ ET LA VALLÉE DE LA BERWINE.

Notre première étape fut pour visiter une prairie tourbeuse située au-delà et à proximité du viaduc du chemin de fer de Tongres à Aix-la-Chapelle, près de la route de Mouland.

Ce fut, pour les participants et surtout pour l'organisateur de l'excursion, une véritable déception. L'endroit si riche en plantes remarquables et en espèces rares que M. A. MARÉCHAL eut le plaisir de faire récolter aux membres de la S. R. B. B., lors de son excursion générale de 1926, est tout transformé : ce n'est plus à présent qu'une prairie drainée et un champ cultivé.

Voici, du reste, la liste des plantes qu'on y rencontrait : *Chara hispida* L., *Carex flava* L., *C. panicea* L., *C. distans* L., *C. riparia* CURT., *C. acutiformis* EHRH., *C. gracilis* CURT., *Scirpus palustris* CRANTZ.,

S. Tabernaemontani GMEL., *S. paneiflorus* LIGHTF., *Juncus obtusiflorus* EHRH., *Ophioglossum vulgatum* L., *Epipactis palustris* CRANTZ., *Hydrocotyle vulgaris* L., *Festuca loliacea* CURT..

Les espèces *Chara hispida* L., *Scirpus Tabernaemontani* GMEL. et *Juncus obtusiflorus* EHRH. sont très probablement perdues pour la flore liégeoise.

Néanmoins on a pu recueillir à proximité et dans la prairie : *Conium maculatum* L., *Hieracium piloselloides* VILL. (*H. praealtum*) : nouvelle station pour la Belgique ; *Carex gracilis* CURT., *C. riparia* CURT., *Festuca pseudololiacea* (FRIES) R. LIT..

Rebreussant chemin, nous nous dirigeons vers Berneau et, par un sentier agreste, nous descendons dans la vallée de la Berwine en face du hameau de Mons.

Auparavant nous avions observé en cours de route et sur un talus : *Tragopogon porrifolius* L., *Hypericum perforatum* L. var. *Lineo-latum* JORD., *Brassicella erucastrum* (L.) O. E. SCHULZ.

Nous longeons la Berwine en suivant un sentier tracé à travers les riches prairies du Pays de Herve.

Nous observons en cours de route : *Stellaria nemorum* L., *Malachium aquaticum* FRIES, *Scrophularia alata* GILIH., *Glyceria fluitans* (L.) R. BR., *Dipsacus pilosus* L., *Impatiens noli-tangere* L.. Les affleurements de calcaire viséen sont colonisés par *Sedum album* L. et *S. acre* L. en compagnie de plusieurs lichens des genres *Parmelia* et *Xanthorina*.

Sur les alluvions de la rivière nous remarquons : *Mentha rotundifolia* (L.) HUDS., *M. aquatica* L., *Petasites hybridus* (L.) FL. WETT., *Cirsium arvense* (L.) SCOP. var. *mite* WIM. ET GMEL., *Phalaris arundinacea* L., *Scirpus silvaticus* L., *Cyperus fuscus* L. renseigné sur les alluvions de la Berwine près de la ferme CROMWEZ où nous arrivons, n'a pas été retrouvé. Les mares où croissaient en abondance *Carex pseudo-Cyperus* L. et *Spirodela polyrrhiza* (L.) SCHLEID, et situées à proximité de la métairie, ont été comblées.

Dans un bois ombré traversé par un affluent de la Berwine, le ruisseau de Charlemagne, nous récoltons : *Carysaspium oppositifolium* L., *Dryopteris filix-mas* (L.) SCOTT., *Athyrium filix-femina* (L.) ROTH., *Pteridium aquilinum* (L.) KUHN., *Rubus macrophyllus* WEINE ET NEES et plusieurs hybrides.

Profitant de la halte du dîner, dans une prairie à l'ombre de grands peupliers bordant la rivière, M. MONOYER, secrétaire de notre Cercle, fait les communications suivantes :

1. *Ephedra fragilis* DESF. par M. MONOYER ;

2. Une nouvelle station de *Trametes suaveolens* (L.) FRIES, par M. MOUREAU ;
3. Une hydnnacée peu connue : *Colodon compactum* PERS., par M. DAMBLON.

Ces trois communications ont paru dans le Bulletin.

Mais nous voilà arrivés à l'ancienne ville de Daihem qui nous offre, comme plantes nouvelles pour la journée : *Lepidium ruderales* L. et *Cheiranthus Cheirii* L..

Quelques instants de repos pour observer le caractère pittoresque de cette villette qui eut son heure de célébrité historique, et nous prenons le chemin du retour. Le long de la route de Visé, nous observons : *Campanula rapunculoides* L., *Polygonum amphibium* L. var. *terrestre* LEYSS., *Orobanche minor* SUTTER, *Geranium albiflorum* LEDEB., espèce introduite, originaire de Sibérie.

Ont pris part à l'excursion : M^{lles} FRAIPONT, LACQUEMANT, MARÉCHAL, F. et G. MONOYER ; MM. DAMBLON, DARIMONT, DEGUÉE, DELARGE, FONTAINE, HENIN, LAZAR, A. MARÉCHAL, le D^r MATAGNE, MATHIEU, MONOYER et M^{me}, MOUREAU, PREVOT et M^{me}, SÉPULCHRE.

49^{me} EXCURSION DU 11 JUILLET 1937

DANS LA VALLÉE DU HOYOUX, ENTRE CLAVIER ET BARSE,

SOUS LA DIRECTION DE M. CHARLET.

Nous sommes six au rendez-vous fixé à Clavier à 9 heures. Ce sont : M^{lles} MAGIS et MARÉCHAL ; MM. BOUFFA, FONTAINE, A. MARÉCHAL, SÉPULCHRE. Au terminus nous rencontrons : MM. HENIN, le D^r MATAGNE et CHARLET, le cicerone de l'excursion.

M. le D^r CULOT se fait excuser de ne pouvoir être des nôtres et par l'intermédiaire du confrère MATAGNE, envoie son salut amical aux botanistes liégeois.

Nous voilà donc neuf qui, en dépit d'une averse fâcheuse mais heureusement passagère, descendons vers la vallée du Hoyoux.

Nous observons sur un vieux mur à la sortie de Clavier : *Hieracium piloselloides* VILL. (*H. praealtum* V.) aux hampes déflurées et de vigoureux pieds de *H. murorum* L.. Sur une pelouse à substratum calcaire, près de la grande ferme de Modave que nous apercevons à quelques centaines de mètres à notre droite, on peut récolter en juin : *Trifolium striatum* L. et *T. scabrum* L.

Sur les accotements de la route croissent : *Medicago lupulina* L., *Selinum Carvifolia* L. au milieu de nombreux et vigoureux pieds de *Daucus carota* L.. Dans la traversée du bois et sur le talus, *Lithospermum officinale* L. commence à montrer ses nucules gris-perle. M. CHARLET nous fait observer deux magnifiques touffes de *Polystichum (Aspidium) Bicknellii* CHRIST, (*P. Lobatumaculeatum*) RRR. Noli tangere !

Une averse ! dix minutes d'attente... le ciel s'éclaircit, le soleil se montre enfin et restera vainqueur le restant de la journée.

Laissant à droite Pont-de-Bonne, nous entrons dans la vallée du Hoyoux si pittoresque et dont le charme ne nous quittera pas jusqu'au moment du départ.

Nous arrivons à la « Roche aux Corbeaux » massif tournaisien exploité au fil hélicoïdal. Aux alentours et sur les éboulis de la carrière croissent en abondance : *Verbascum Lychnitis* L., *V. Thapsus* L., *Digitalis lutea* L., *Atropa belladonna* L., *Festuca ovina* L. var. *glauca* LAM.. En bordure du chemin, des pieds géants de *Conium maculatum* L.. Dans le sous-bois, en suivant les méandres de la rivière tortueuse, nous remarquons successivement : *Dipsacus pilosus* L., *Festuca gigantea* (L.) VILL., *F. rubra* L., *Agrapyrum caninum* L., *A. repens* (L.) P. BEAUV., *Brachypodium silvaticum* (HUDS.) ROEM., *Bromus ramosus* HUDS. (*B. asper* MURR.), *Epilobium hirsutum* L., *E. montanum* L., *Hypericum hirsutum* L., *Scrophularia alata* GILIB., *S. auriculata* L., (*S. aquatica* L.), *Rumex conglomeratus* MURR., *Pulmonaria angustifolia* L. subsp. *tuberosa* (SCHRANK.), *Malachium aquaticum* FRIES, *Sagina procumbens* L., *Mochringia trinervia* (L.) CLAV., *Veronica Anagallis* L., *Cirsium lanceolatum* (L.) HILL. subsp. *hypoleucum* (D. C.) = var. *nemorale* REICHB., *Gnaphalium silvaticum* L. et de nombreuses variétés de *Rubus*.

De jeunes pieds de *Fragaria moschata* DUCHESNE (*F. elatior* EHRH.) ont été prélevés pour être mis en observation au Jardin botanique de Liège.

Sur un mur du talus du chemin de fer croît *Celerach officinarum* D. C..

Il est midi, heure du repos et du repas. Profitant de notre halte à Pont-de-Bonne, M. CHARLET distribue aux amateurs de nombreux et superbes échantillons frais d'*Euphorbia virgata* WALDST. ET KIT., récoltés à Braives le jour précédent. Cette belle espèce, affine d'*E. Esula* L. est spéciale à l'Europe centrale ; elle croît en Autriche, en Bohême, en Dalmatie, en Istrie et a été rencontrée à Erfurt en Bavière. On l'a aussi observée à Rouge-Cloître (Brabant).

Notre aimable confrère complète sa distribution par de nombreux pieds de *Trifolium striatum* L. en fruits.

On se remet en route en suivant le chemin qui longe le Hoyoux et que nous ne quitterons plus. Vallée superbe que dominant des deux côtés

de hautes collines schisto-psammiteuses du Famennien supérieur et d'où émergent à travers la haute futaie, les falaises blanches du Viséen. Mais quelle végétation ! La vigueur des individus est en rapport avec la diversité des espèces ! Citons au fil de l'observation, les plantes herbacées colonisant les différentes assises des terrains psammiteux, schisteux et calcaires.

Scleropoa rigida (L.) GRISEB., *Sesleria caerulea* L., *Melica ciliata* L., *Allium oleraceum* L. var. *bulbiferum*, *Anthyllis vulneraria* L., *Sedum album* L., *S. acre* L., *S. Telephium* subsp. *purpureum* L., *Vincetoxicum officinale* MOENCH., *Teucrium botrys* L., *Satureja acinos* (L.) SCHUB. (*Calamintha*), *S. vulgaris* FRISCH. (*Clinopodium vulgare* L.), *Silene nutans* L., *Scabiosa columbaria* L., *Lactuca scariola* L., *Lactuca scariola* L. forme *integrifolia* LEJ. (var. *dubia* JORD.) que l'on prend parfois pour *L. virosa* L., *L. peremis* L., *Alsine tenuifolia* (L.) CRANTZ., *Rhamnus cathartica* L., *Stachys alpinus* L., *Origanum vulgare* L., *Malva alcea* L., *Thymus serpyllum* L., *Valeriana officinalis* L..

Arrivés aux carrières «Laba» ou du «Syndicat» en plein carbonifère tournaisien, nous récoltons dans le voisinage : *Dryopteris Linnaeana* CHRIST, (*Polypodium Dryopteris* L.), *Cystopteris fragilis* (L.) BERCK, *Dryopteris Robertiana* (HOFFM.) CHRIST, (*P. calcareum* GR. ET GODR.), *Arabis hirsuta* (L.) SCOP., *Herniaria glabra* L., *Lonicera xylosteum* L., *Salix incana* SCHRANK, (*S. rosmarinifolia* GOUAN), espèce des torrents alpins de la région méridionale.

Les deux versants abrupts de la vallée du Hoyoux sont colonisés par une association arbustive et arborescente d'une belle vigueur : *Quercus*, *Rhamnus*, *Corylus*, *Cornus*, *Carpinus*, *Ulmus*, *Evonymus*, *Clematis*.

A l'endroit désigné par le toponyme «Chabaufosse» nous rencontrons : *Eupatorium cannabinum* L. en bordure de la route, *Epilobium tetragonum* L., *Dipsacus silvester* (HUDS.) MILL., *Inula Conyza* D. C. *Plantago major* L., *Mycelis muralis* (L.) REICH (*Lactuca muralis* L.).

Les mêmes espèces se répètent aux carrières de Roiseux et pour terminer la série des espèces très variées, la plupart calcicoles, observées dans le courant de la journée, M. CHARLET nous montre quelques pieds de *Polystichum lobatum* (HUDS.) PRESL (*Aspidium*) en sous-bois, bien à l'abri des convoitises.

Nous arrivons à la gare de Barse, terminus de notre excursion, quelques minutes avant l'heure du départ.

Après avoir remercié chaleureusement notre ami et confrère qui, avec son amabilité et sa compétence bien connues, nous a guidés pendant cette journée si bien remplie et achevée dans une apothéose de soleil, nous nous embarquons pour la Cité Ardente.

LEJEUNIA

BULLETIN

DES

BOTANISTES LIÉGEOIS

Tome II

Fascicule 2

Février 1938

Editions J. D. L.

INFLUENCE DU JUS FRAIS DE BETTERAVES SUR LA CROISSANCE DE LA GOMME DES SUCRERIES

par

ARMAND MONOYER

Matériel.

Nos expériences portent sur des gommes de sucreries (*Gummis saccharorum* MONOYER) ¹ conservées dans l'eau sucrée 10 % et ne montrant plus dans ce milieu, et cela depuis plusieurs mois ², qu'un accroissement infime.

La gomme est brisée en très petits morceaux afin d'homogénéiser le matériel mis en expérience.

Préparation des extraits et des milieux de culture.

Les jus frais ou de cossettes épuisées sont préparés en laboratoire au moyen d'une machine à extraction, à froid, à vis sans fin : système Tutti frutti Piccola.

Le jus de diffusion est obtenu en épuisant par de l'eau à 70° et pendant une heure, des betteraves râpées finement.

1. A. MONOYER, Contribution à la morphologie du complexe végétal désigné sous le nom de gomme des sucreries. Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. T. LXX, 1937.

2. Sans cette précaution, c'est-à-dire en utilisant des gommes fraîchement prélevées à l'usine, on met en expérience des gommes qui contiennent encore dans leurs «tissus» des quantités considérables de substances accessoires provenant des jus de betteraves. On peut alors croire, à tort, comme l'ont fait les premiers expérimentateurs que la gomme des sucreries peut croître abondamment dans des solutions de saccharose pur.

On utilise pour la préparation des extraits, toujours les mêmes poids de substance solide, soit 100 grammes de betteraves râpées, soit 100 grammes de cossettes épuisées, pour 1 litre d'eau.

Les solutions sucrées, base des milieux de cultures, sont faites, comme dans toutes nos expériences, avec du sucre belge du commerce, type « cristallisé blanchi mécaniquement » dont la composition, actuellement relativement stable, a pour caractéristiques moyennes :

Polarisation . . .	99,830
Humidité . . .	0,035
Cendres . . .	0,040
Non sucre organique . .	0,095

Total . 100,000

Chaque milieu de culture est constitué par une solution à 10 % de sucre saccharose auquel on ajoute, suivant les cas, une certaine quantité de l'un des extraits ou une quantité égale d'eau stérilisée.

Description de l'expérience.

On prend quatre cristallisoirs ouverts à bords bas, numérotés I, II, III, IV et contenant chacun 50 grammes solution saccharose 10 % ; dans chacun d'eux on place 8 grammes de gomme des sucreries ; la température est maintenue à 22°.

Dans le n° I (témoin) on ajoute 1 cm³ d'eau stérilisée ¹.

Dans le n° II on ajoute 1 cm³ de jus de diffusion.

Dans le n° III on ajoute 1 cm³ de jus provenant de l'écrasement dans l'eau des cossettes épuisées qui ont fourni le jus de diffusion du n° II.

Dans le n° IV on ajoute 1 cm³ de jus cru de betteraves fraîches écrasées.

Les liquides sont renouvelés toutes les 48 heures et les morceaux de gomme sont lavés à l'eau distillée ², tiédie à 22°, à chaque renouvellement.

1. L'eau utilisée est, comme pour les extractions et les solutions de saccharose, l'eau de la distribution stérilisée à l'autoclave. Cette eau contient beaucoup de sels de calcium.

2. Dans toutes les expériences où l'on étudie la croissance de microorganismes végétaux, il faut éviter d'utiliser l'eau distillée ordinaire des laboratoires ; celle-ci contient très souvent du cuivre qui a une influence néfaste sur la croissance. On peut déceler des traces minimes de cuivre dans l'eau distillée en se basant sur une propriété des acides gras fixes qui, à ce point de vue, "constituent un réactif d'une sensibilité extraordinaire. Il suffit de faire bouillir l'eau suspecte avec environ un centigramme d'acides gras fixes durant un temps plus ou moins prolongé suivant la quantité de cuivre. La coloration (bleu-vert du globule d'acides gras) se manifeste parfois au bout de 20 minutes". L. HOTON. Bul. An. Falsifications Fr. n° 258 juin 1930.

Après quinze jours on constate que dans le n° I, témoin, on peut encore facilement compter les grains de gomme, leur poids est passé à 14 grammes.

Dans le n° II, le développement est plus considérable, le poids est passé à 19 grammes.

Dans le n° III, l'activité est bien plus forte comme en témoignent de nombreuses bulles gazeuses qui font bouillonner le liquide ; la gomme atteint un poids de 34,5 grammes.

Enfin dans le cristalliseur n° IV, où on a ajouté du jus frais, la masse gommeuse est encore plus considérable et atteint le poids de 36 grammes ! Dans ce cristalliseur aussi, le dégagement des bulles gazeuses est remarquable.

En résumé : marche du développement de 8 grammes de gomme des sucreries en solution saccharose 10 % à la température de 22°.

	I	II	III	IV
	témoin	plus jus de diffusion de la betterave	plus jus de cossettes épuisées écrasées	plus jus de betteraves écrasées
1 ^{er} jour	8 gr.	8 gr.	8 gr.	8 gr.
15 ^e jour	14 gr.	19 gr.	34,5 gr.	36 gr.

On peut donc conclure de cette expérience que le jus cru de betterave semble contenir le plus de substances favorables au développement de la gomme des sucreries, mais que ces substances passent aussi dans le jus de diffusion préparé en laboratoire.

Enfin, qu'il en reste beaucoup dans les cossettes «épuisées» dont on peut les retirer par écrasement à froid.

Liège, le 24 janvier 1938.

UNIVERSITÉ DE LIÈGE
Laboratoires de Botanique Systématique
et de Morphologie Végétale

LE JEUNIA

BULLETIN

DES

BOTANISTES LIÉGEOIS

Tome II

Fascicule 3

Mars 1938

Editions J. D. L.

FLORULE DE LIÈGE.

(INTRA MUROS)

par

ARTHUR MARÉCHAL.

Introduction.

Ce travail n'a d'autre prétention que celle de faciliter aux botanistes et aux amateurs, la recherche des plantes qui croissent soit à proximité de nos habitations, soit le long des rues et des ruelles de la périphérie liégeoise et que nous foulons parfois aux pieds à notre insu.

N'est-il pas étonnant que, pour recueillir telle ou telle espèce qui nous intéresse, il faille accomplir une randonnée parfois longue et fatigante, alors même qu'avec un peu de patience et d'observation, nous pourrions la rencontrer à nos portes ?

Sachons donc, à cette fin **«exploiter le milieu dans lequel nous vivons»** : ce sera d'ailleurs un excellent moyen pour nous familiariser avec les espèces croissant dans les régions plus éloignées.

Nous n'envisagerons ici que les plantes spontanées et adventices observées dans les limites du territoire de la commune de Liège, à l'exclusion donc des espèces exotiques cultivées dans les allées, les promenades et les parcs publics.

Nous indiquerons cependant les types autochtones rencontrés dans les pelouses, sur les talus et les berges.

Quant à l'étendue du territoire à explorer, nous ne nous montrerons pas d'une exclusivité exagérée : nous ferons quelques emprunts aux communes limitrophes Ougrée et Grivegnée (Cointe et Chartreuse)

considérant ces endroits comme parties intégrantes au point de vue de la flore locale.

La superficie du territoire de la commune de Liège est de 2.242 hectares 76 ares et 10 centiares. La plus grande longueur de l'agglomération, de la rue du Gros-Gland à la rue du Tir (ancienne limite) est près de 6 km. (exactement 5 km. 850). La nouvelle longueur, par suite de l'annexion de lambeaux de territoire des communes de Herstal et Bressoux (Gros-Gland au Pont de Wandre) est 8 km. 850. Sa plus grande largeur (de la rue En-Glain à l'extrémité de la rue des Vennes) est 5 km. 200 (chiffres officiels du cadastre).

Un coup d'œil jeté sur le plan de la commune montre clairement que l'étendue du territoire, comparée à la surface bâtie, ne laisse plus qu'une faible réserve pour la végétation spontanée, réserve qui diminuera dans la suite, en raison des progrès continuels de l'urbanisme.

Il ne reste plus en effet que les hauteurs de Cointe, St-Gilles, Ste-Walburge et Thier-à-Liège, comme lieu de refuge à la végétation rudérale, et que nous pouvons explorer en empruntant les nombreuses ruelles qui sillonnent ces quartiers de la périphérie.

Mais là ne se bornera pas notre action : nous irons par les vieilles rues de la cité, les venelles archaïques, les impasses ; nous examinerons les restes des anciens remparts, les tours historiques, toutes ces « vieilles pierres qui parlent à ceux qui les questionnent et savent se faire comprendre » comme a écrit Anatole France. Pour nous, nous nous contenterons d'observer les espèces qu'elles hospitalisent.

Nous ne négligerons pas les quais dont le développement total, dans la traversée de la ville, est de 26 km. 750. Nous y observerons les plantes qui croissent dans les chemins de halage, sur les murs de soutènement et dans les eaux qui les baignent.

Le territoire de Liège fait partie de la longue bande de terrain houiller (H_2 de la Carte géologique au 1/40.000^{me}) qui s'étend de la France à l'Allemagne et qui est compris dans le système carboniférien.

Au point de vue pétrographique il est représenté par des grès, psammites, schistes avec phtanites et terre houilleuse. Ces différentes roches viennent parfois en affleurements à Cointe, St-Gilles et Thier-à-Liège.

Le sol arable offre, comme manteau à ce substratum, une terre meuble du quaternaire supérieur et représentée, sur les pentes de la vallée, par des dépôts moséens. Le fond de celle-ci consiste en alluvions argilo-limoneuses modernes.

Les plateaux de la rive gauche de la Meuse forment la limite du limon hesbayen (tertiaire) où se rencontrent parfois des éclats de silex.

On rencontre au Thier-à-Liége (les Tawes) des affleurements peu importants du crétacé supérieur (étage sénonien) avec craie grossière et silex.

En résumé donc : système primaire carboniférien houiller, affleurements du secondaire, manteau limoneux du hesbayen et alluvions du quaternaire dans la vallée.

Ces notions géologiques étant données, quel sera le caractère général de la végétation spontanée de la région qui nous occupe ?

De prime abord, pour les initiés, on pourra aisément déduire des considérations précédentes, que la flore liégeoise sera, en ordre principal, représentée par des espèces ubiquistes et silicicoles.

Nous rencontrerons cependant quelques représentantes du calcaire, la plupart localisées sur les vieux murs et y croissant parfaitement à la faveur de la chaux contenue dans le mortier.

La flore de Liège intra-muros n'a donc pas cette variété et cette richesse en espèces calcicoles qui caractérisent le tapis végétal des alentours de ses consœurs mosanes : Dinant, Namur, Huy et même Visé et où l'élément calcaire domine (tournaisien et viséen).

Mais il n'y a pas que la floristique qui puisse nous intéresser : on peut se livrer, dans l'aire peu étendue de nos investigations, à de multiples constatations morphologiques, écologique et même phytosociologiques. Ces différents aspects de la flore locale demanderaient une étude spéciale et approfondie ; aussi nous nous bornerons, dans le cadre modeste où nous nous sommes placés, à mentionner quelques cas particuliers facilement observables.

Dans toutes nos constatations, nous resterons dans la limite purement objective.

Il est à remarquer que l'on rencontre très fréquemment dans nos rues les formes *prostratus* (couché) et *erectus* (dressé) qu'affectent bon nombre d'espèces rudérales, forme dépendant souvent, mais pas toujours, des conditions du milieu (*Polygonum aviculare*, *Poa annua*, etc.).

Très commune est la forme *nanus* (naine) chez beaucoup d'individus (*Plantago media*, *P. major*, *Matricaria discoidea*, *Polygonum persicaria*, *P. aviculare*).

Est-ce du nanisme accidentel, constitutionnel, local, normal ou est-il seulement partiel ? Autant de questions très intéressantes relevant en partie du domaine de l'histologie (voir le travail de A. GRAVIS sur le nanisme des plantes ¹).

1. A. GRAVIS. Contribution à l'étude des variations. Nanisme et pédocarpisme du *Plantago Coronopus* L. Bull. biologique de France et de Belgique. Suppl. XIV, 1932.

Qu'il me soit permis de faire remarquer que bon nombre d'espèces observées dans le rayon de Liège et dont le nanisme pourrait être pris pour une forme accidentelle consécutive à une cause passagère (piétinement des passagers par exemple), se propagent parfaitement au-delà de la station où elles ont été observées pour la première fois, et éloignées de toute cause traumatique, croissent sans retournier aux formes ancestrales normales (*Plantago*, *Matricaria*, *Persicaria*).

Je voudrais attirer l'attention sur un fait qui passe souvent inaperçu et qui est remarquable au point de vue écologique.

On voit assez souvent, croissant entre les pavés de certaines rues peu fréquentées, une petite mousse formant une bordure argentée entre les pavés ou bien, sous forme de coussinets, tapissant les piles de certains ponts.

Cette bryophyte acrocarpe, *Bryum argenteum* LIN., mesurant quelques centimètres, a des feuilles fortement imbriquées, serrées, d'un gris-verdâtre à reflets argentés quand le temps est sec.

Le degré hygrométrique de l'air vient-il à s'élever, la pluie tombe-t-elle, aussitôt cette petite mousse, comme la plupart des bryophytes d'ailleurs, par une propriété de ses tissus, laisse apercevoir la face supérieure des feuilles, d'un blanc d'argent velouté ; ce qui nous donne l'impression que certaines portions de nos rues, sont recouvertes par un tapis orné de petits carrés aux lignes argentées et veloutées. L'effet est des plus charmants.

Malheureusement cette observation devient de plus en plus rare vu le renouvellement fréquent du pavage.

Ce phénomène dû à une plante hygroskopique est loin d'être isolé et mérite d'être rapproché du même fait observé fréquemment sur les dunes fixées du littoral. Celles-ci sont souvent colonisées par une mousse également : *Syntrichia ruralis* BRID. et sa variété *ruraliformis* HUS. Cette espèce, véritable fixatrice des sables superficiels, se présente sous forme d'un gazon dense ou en coussinets très serrés, donnant aux dunes un aspect fauve par temps sec. En temps de pluie, les feuilles comprimées contre la tige s'étalent et donnent au paysage un aspect vert-olive.

Cette variation de coloration des dunes s'observe dans toute l'étendue du littoral belge, en certains endroits de la Manche et le long de l'Atlantique jusque la baie d'Arcachon, où la mousse envisagée a son terminus de dispersion.

Au cours de nos promenades dans le rayon de Liège, nous rencontrerons souvent de ces amoncellements lugubres ressemblant à des cônes d'éjection de certains volcans et qui barrent parfois l'horizon au-delà de la ville : ce sont les terrils de nos charbonnages.

Constitués par des schistes houillers et des phlanites extraits des galeries souterraines et amenés à la surface, certains d'entre eux, les plus anciens, sont colonisés par une série de plantes. Il serait curieux de suivre les phases évolutives de cette prise de possession d'un terril par bon nombre d'espèces végétales.

N'oublions pas que les plantes, pour trouver un substratum propice à leur multiplication sur le schiste houiller, doivent attendre que celui-ci, d'une composition complexe (séricite, mica, silicate d'alumine hydraté, quartz, magnétite, pyrite de fer, matières charbonneuses, etc.), ait subi à l'air libre une série de réactions, activées par l'action combinée de l'eau et de l'oxygène et des produits oxydants de l'atmosphère, pour aboutir après ce processus chimique assez long, à une «**argilisation**» servant de base à la terre végétale¹.

Un exemple frappant de cet envahissement des schistes houillers altérés par des espèces végétales nombreuses et variées, est fourni par l'ancien terril du charbonnage de La Haye, siège Piron, situé rue Bois-St-Gilles. Voici, à titre documentaire, la liste des principales espèces que j'y ai observées : *Hieracium piloselloides* VILL. riche station, *H. Sabaudum* L. var. *hispidum* CRÉP., *Crepis foetida* L., *C. capillaris* L., *Lactuca scariola* L., *Tragopogon pratensis* L., *Tussilago farfara* L., *Matricaria chamomilla* L., *Chrysanthemum Leucanthemum* L., *C. Parthenium* (L.) BESNH., *Artemisia Absinthium* L., *Senecio Jacobaea* L., *Picris hieracioides* L., *Rumex Acetosella* L., *Melilotus altissimus* THUILL., *M. albus* MEDIK., *Polygonum aviculare* L., *Cerastium caespitosum* GILIB., *Ranunculus acer* L., *R. repens* L., *Papaver dubium* L., *Reseda lutea* L., *R. Luteola* L., *Sedum acre* L., *S. album* L., *Potentilla reptans* L., *Hypericum perforatum* L., *Lythrum Salicaria* L., *Trifolium repens* L., *Daucus carota* L., *Echium vulgare* L., *Teucrium scordium* L., *Galeopsis dubia* LEERS., *Campanula rotundifolia* L., *Kickxia Elatine* (L.) DUM., *Chaenorrhinum minus* (L.) LANGE, *Epilobium angustifolium* L., *Rumex scutatus* L., *Silene venosa* (GILIB.) ASCHERS., *Pteridium aquilinum* (L.) KUHN., *Bromus hordeaceus* L., *B. tectorum* L., *B. sterilis* L., *Festuca ovina* L. et *F. duriuscula* (L.) KOCH., *Hordeum murinum* L., *Agrostis vulgaris* WITH, etc.

En faisant une petite incursion dans le domaine de la botanique appliquée, nous pourrions comparer le boisement artificiel de l'ancien terril de La Haye, rue Chauve-Souris, à celui du charbonnage du Bois-

1. G. COSYNS. Essai d'interprétation chimique de l'altération des schistes et des calcaires. Bull. Soc. belge de Géologie, de Paléontologie et d'Hydrologie. T. XXI, 1907.

A. LOHEST. Sur les terrils en combustion. — Ann. de la Soc. Géologique de Belgique. T. XXXI. 1904.

d'Avroy, boulevard Kleyer. Les substrata de ces deux terrils sont à peu près les mêmes. Les essences plantées sur le premier sont l'érable, l'aulne et le frêne, le sous-bois est bien pauvre en espèces annuelles.

Quant au second, où domine le Robinier faux-Acacia, outre la grande vigueur des espèces plantées, on constate un sous-bois très fourni en espèces spontanées, ce qui est dû très vraisemblablement à l'apport de l'azote atmosphérique, par l'intermédiaire de l'essence légumineuse.

Le plan suivi dans l'énumération des espèces contenues dans le présent travail est en tout conforme aux règles de la nouvelle nomenclature, élaborées aux différents Congrès Internationaux de Botanique, coordonnées et approuvées au Congrès de Cambridge de 1930.

Le nombre des espèces rencontrées s'élève à 503 environ, dont 445 spontanées et 58 introduites et naturalisées.

En comparant ces nombres à ceux de la flore belge qui comprend 1367 spontanées et 343 introduites, soit 1710 espèces, on constate que la flore de Liège compte à peu près le tiers des spontanées et plus du sixième des introduites. Dans l'ensemble, le nombre des espèces (non compris les variétés et les formes) observées sur le territoire de la commune représente plus du quart de la flore nationale (Ptéridophytes et Phanérogames).

Le présent travail est la résultante de patientes recherches faites au cours de nombreuses années, contrôlées et synthétisées par des excursions dans le courant de l'année 1937.

Certes, de nouvelles espèces pourront être observées ; d'autres hélas ! disparaîtront très probablement vu le dynamisme transformateur de notre cité industrielle et commerciale.

Pour que la liste des espèces phytiques constituant la flore de Liège fût complète, il faudrait également une énumération systématique des Thallophytes (Algues, Champignons et Lichens) et des Bryophytes (Mousses et Hépatiques) qui toutes ont l'avantage de croître spontanément.

Malgré l'exigüité du territoire, des curiosités botaniques pourraient être dévoilées dans le domaine des plantes inférieures.

N'oublions jamais dans nos recherches, de mettre en application cette idée excellente que nous faisons nôtre en l'étendant au domaine botanique, et que LAMEERE a émise dans la partie introductive de sa faune de Belgique, T. I, p. XIX :

« Une mare de quelques mètres cubes, un bois minuscule, des rochers peu étendus, voire deux ou trois mètres carrés de son jardin peu-vent suffire à l'activité d'un naturaliste pendant plusieurs années ».

PRINCIPALES ABRÉVIATIONS USITÉES.

C : commun

R : rare

CC : très commun

RR : très rare

AC : assez commun

AR : assez rare

* : Espèce introduite ou naturalisée.

Pér. : périphérie de la commune (ruelles, haies, terrains vagues, cultures).

ERRATA

Page 28, ligne 9, lire *P. cuspidatum* SIEB. au lieu de *P. euspidatum* SIEB.

» 29, » 25, » **RANALES** au lieu de **RAVALES**.

» 29, » 29, » *Clematis vitalba* L. au lieu de *Clematis vitalla* L.

» 29, » 34, » *R. auricomus* L. au lieu de *R. amicomus* L.

» 31, » 3, » *Barbareaea* au lieu de *Barbarea*.

» 31, » 22, » *Cheiranthus Cheirii* L. au lieu de *Cheiranthus cheirii* L.

» 37, » 6, » ARALIACEAE au lieu de ARABIACEAE.

» 37, » 11, » (*Anthriscus silvestris* (L.) HOFF.) au lieu de (*Anthriscus vulgaris* PERS.)

» 38, » 19, » Rue des Marets au lieu de Rue des Marais.

» 43, » 26, » *Artemisia* au lieu de *Artemisa*.

» 44, » 37, » *Leontodon autumnalis* L. au lieu de *L. automnale* L.

PTERIDOPHYTES

FILICALES

POLYPODIACEAE

Cystopteris fragilis (L.) BERNH. Quais : Van Beneden, S^{te}-Barbe, Godfroid Kurth.

Dryopteris filix-mas (L.) SCOTT. (*Polystichum filix-mas* ROTH.) Avenues : Constant de Gerlache, de la Laiterie ; rues : Monulphe, S^t-Gilles, Basse-Sauvenière, de la Montagne, Jolivet, Rouveroy ; quais : Frère-Orban, Marcellis, Orban, Van Beneden, des Pêcheurs, Sur-Meuse, d'Amercœur.

D. Linnaeana C. CHRIST. (*Polypodium Dryopteris* L.) Rue Basse-Sauvenière.

Asplenium ruta-muraria L. Rues : Basse-Sauvenière, Pierreuse, Thier de la Chartreuse, Fond-des-Tawes ; quais : Frère-Orban, S^{te}-Barbe.

Athyrium filix-femina (L.) ROTH. (*Asplenium filix-femina* BERNH.) Quai des Pêcheurs.

Polystichum aculeatum (L.) SCOTT. (*Aspidium aculeatum* Sw.) Quai Marcellis.

Ceterach officinarum D. C. Impasse de la Vignette (DAMBLON) RR.

Pteridium aquilinum (L.) KUHN (*Pteris aquilina* L.) Rues : Chauve-Souris, En-Bois ; Boulevard Kleyer ; Cointe, rue Bois-S^t-Gilles.

Polypodium vulgare L. Quai de la Boverie.

EQUISETALES

EQUISETACEAE

Equisetum arvense L. et forme *agreste* KLINGE. Rue Mandeville, Citadelle, Ile-aux-Osiers, murs des quais, terrils. C.

PHANEROGAMAE

GYMNOSPERMAE

CONIFERAE

TAXACEAE

Taxus baccata L. Parcs publics - Cointe (bois).

CUPRESSACEAE

Juniperus communis L. Parcs publics.

ANGIOSPERMAE DICOTYLEDONEAE

SALICALES

SALICACEAE

* *Populus alba* L. Parcs.

* *P. canescens* SM. Parcs publics, Cointe.

* *P. pyramidalis* ROZIER. Parc d'Avroy, Cointe.

P. tremula L. Cointe (bois), rue S^t-Maur, chemin de la Citadelle, bois Fabry.

Salix alba L. Rue En-Bois, Cointe ; parcs.

S. caprea L. Cointe.

S. cinerea L. Av. : Observatoire, Laiterie ; Cointe.

S. aurita L. Cointe (bois) AR.

S. amygdalina L. Rue En-Bois.

S. fragilis L. Ile-aux-Osiers, parcs.

* *S. hippophaefolia* THUILL. (*S. amygdalina* x *viminalis*) Parcs, cultures.

S. viminalis L. Parcs.

* *S. Seringeana* GAUD. Parcs, Ile-aux-Osiers, rue En-Bois.

FAGALES

BETULACEAE

Carpinus Betulus L. Haies (pér.) ; parcs, Cointe, S^t-Maur.

Corylus avellana L. Haies (pér.), parcs ; Cointe, bois Fabry.

Betula pubescens EHRH. Cointe, quai de la Boverie.

B. verrucosa EHRH. Bois de Cointe, parcs.

Alnus glutinosa (L.) GAERTN. Cointe, quai de la Boverie.

* *A. incana* (L.) MOENCH. Parcs, Cointe.

FAGACEAE

Fagus silvatica L. Cointe, bois Fabry, parcs.

Quercus Robur L. Cointe, bois Fabry, parcs, rue S^t-Maur.

URTICALES

ULMACEAE

Ulmus campestris L. Parcs et promenades ; bois Fabry, rues : Xhovémont, Montagne S^{te}-Walburge, Thier Savary.

var. *minor* MILL. forme *microphylla* Rues : de Robermont, Xhovémont, Fond-des-Tawes, Coupée, Molinvaux, Petites-Roches, de la Citadelle.

U. scabra MILL. Parcs, promenades, haies (pér.).

MORACEAE

Humulus Lupulus L. Av. de l'Observatoire, rue Chauve-Souris.

URTICACEAE

Urtica dioeca L. Haies (pér.) C.

U. urens L. Décombres. AR.

Parietaria ramifora MÖNCH. Quai de la Boverie R.

SANTALALES

LORANTHACEAE

Viscum album L. Peupliers de l'Acclimatation (devient rare).

POLYGONALES

POLYGONACEAE

Rumex Acetosa L. Boul. Montéfiore, rue de Bourgogne ; prairies (pér.).

R. Acetosella L. Rues : du Gros-Gland, de Bourgogne, Thier-à-Liège, boul. Th. Radoux, quai de la Boverie.

R. conglomeratus MURR. Quai Frère-Orban, boul. H. Denis, rues et ruelles (pér.).

R. crispus L. Rues : Thier-à-Liège, de Robermont, Mississipi ; quai de Rome (Val-Benoît).

R. Hydrolapathum HUDS. Quais : Mativa, de la Boverie, Orban, des Ardennes, d'Amercœur.

R. obtusifolius L. Chemins et rues. C.

var. *purpureus* POIS. Rue de la Faille, Quais : de Rome, de la Boverie, Frère-Orban.

R. sanguineus L. Boul. R. Poincaré.

* *R. salicifolius* WEINM. Quai de Rome, rue de Froidmont.

R. scutatus L. Rue Bois-S^t-Gilles (terril).

Polygonum amphibium L. Quais : R. Poincaré, de Rome.

var. *aquaticum* LEYSS. Idem.

var. *terrestre* LEYSS. Rue de Robermont, quais : des Ardennes, Marcellis.

P. aviculare L. Rues, accotements. CC.

var. *erectum* (ROTH.) LEJ. et COURT. Rue du Bancux, Ile-aux-Osiers, quai de Rome.

P. Convolvulus L. Thier-à-Liège, quai Marcellis.

* *P. eupadatum* SIEB. Se répand le long des chemins ; Rues : du Chêne, St-Gilles, Lacroix, Wazon ; quai Mativa, boul. Hector Denis.

P. Hydropiper L. Quai Englebert (Ourthe) (Quai Poincaré).

P. lapathifolium L. Quai R. Poincaré.

P. Persicaria L. CC.

CENTROSPERMALES

CHENOPODIACEAE

Chenopodium album L. CC.

Ch. murale L. Rues : du Val-Benoît, du Chéra.

Ch. polyspermum L. Quai de Rome, Ile-aux-Osiers.

var. *amosum* CHEVALL. Quai de Rome, Ile-aux-Osiers.

Ch. rubrum L. Droixhe, Ile-aux-Osiers, quai de l'Ourthe.

Atriplex hastatum L. Quai de Rome, Droixhe, Ile-aux-Osiers ; rues : Gilles Demarteau, St-Laurent.

A. patulum L. Mêmes stations.

var. *erectum* (HUDS.) LANGE. Quai de Maestricht.

Salsola Kali L. var. *tenuifolia* MEY. (*S. Tragus* G. et G.) Plaine de Droixhe.

AMARANTACEAE.

* *Amarantus albus* L. Quai de Rome (Val-Benoît).

A. angustifolius LAM. var. *silvester* (*A. sylvestris* DESF.) Quai de Rome.

* *A. Blitum* GREN. (*Euxalus viridis* MOQ., *A. viridis* L.) Quai de Rome.

* *A. retroflexus* L. Quai de Rome (Val-Benoît). Cultures.

CARYOPHYLLACEAE

Stellaria graminea L. Rue du Gros-Gland, haies (pér.) R.

S. holostea L. Haies (pér.).

S. media (L.) WILL. CC. Cultures.

Malachium aquaticum FRIES. Quai Englebert, Ile-aux-Osiers.

- Cerastium caespitosum* GILIB. (*C. triviale* LINK.) Pelouses, haies. C.
C. arvense L. Pelouses.
C. pumilum CURT. Pelouses, vieux murs.
C. glomeratum THUILL. Pelouses, murs ; Thier-à-Liége. R.
Sagina apetala L. Vieux murs, quai Frère-Orban.
S. procumbens L. Murs humides ; rues : En-Bois, du Haut Pré, Xhovémont, Pouplin ; quai Marcellis.
Arenaria serpyllifolia L. Avenue C. de Gerlache, rue Bois-S^t-Gilles, quai Frère-Orban, Thier-à-Liége.
Moehringia trinervia (L.) CLAIR (*Arenaria*) Cointe.
Spergula arvensis L. Quais : de Rome, Frère-Orban, Thier-à-Liége.
S. campestris (L.) ASCHERS. (*S. rubra* S.) J. Quai Frère-Orban, Thier-à-Liége.
Scleranthus annuus L. Quai de Rome, Thier-à-Liége.
 * *Silene Armeria* L. Quai de Rome.
S. venosa (GILIB.) ASCHERS. (*S. inflata* SM.) Vieux murs, terrils, talus. C.
Melandrium album (MILL.) GARCKE. Rue En-Bois. R.
Melandrium rubrum GARCKE. Rue des Cailloux, av. des Platanes, rue Bairouwa, des Bergers, Thier-à-Liége.
Tunica prolifera (L.) SCOP. (*Dianthus*) Quai de Rome, R.
Dianthus Armeria L. Rue du Chéra, Thier-à-Liége.
Saponaria officinalis L. Ile-aux-Osiers ; quais : des Ardennes, Frère-Orban ; rues : de Froidmont, Fond-des-Tawes.
Vaccaria segetalis (NECK.) GARCKE. Quai de Rome. RR.

RAVALES

RANUNCULACEAE

- Delphinium Consolida* L. Quai de Rome, Ile-aux-Osiers.
Anemone nemorosa L. Avenue de l'Observatoire, Cointe.
Clematis vitalba L. Avenue C. de Gerlache ; rues : du Chéra, Pouplin, Basse-Sauvenière, du Péry, Mississipi, de la Citadelle, de la Chartreuse, Cointe ; Quai Marcellis.
Ranunculus acer L. Bords des chemins, pelouses, prairies, CC.
R. arvensis L. Rue St^e-Walburge, Thier-à-Liége.
R. amicomus L. Haies, prairies (pér.).
R. Ficaria L. (*Ficaria ranunculoides* MOENCH.) Rues : des Cailloux, du Gros-Gland, Thier-à-Liége. AR.

- R. Flammula* L. Rue du Gros-Gland.
R. repens L. Chemins, haies, prairies. C.
var. *prostratus* DC. Assez répandue.

BERBERIDACEAE

- Berberis vulgaris* L. Parcs.

RHOEADALES

PAPAVERACEAE

- Chelidonium maius* L. Haies, vieux murs, quais. CC.
Papaver Argemone L. Bords des chemins (pér.). AR.
P. dubium L. Décombres, quais, chemins.
P. Rhoeas L. Idem.
* *Corydalis lutea* (L.) DC. Vieux murs : Thier de la Fontaine ; rues : des Bégards, Pierreuse.
C. solida (MILLER) SW. Haies et pelouses, Avenue de l'Observatoire.
Fumaria officinalis L. Quai de Rome, Boulevards Ernest Solvay et Hector Denis ; cultures.
F. officinalis L. var. *media* (Lois.) Rue Fosse-Crahay. RR.

CRUCIFEREAE

- Lepidium campestre* (L.) R. BR. Quai de Rome, Ile-aux-Osiers, Thier-à-Liège.
L. Draba L. Quais : de Rome, Frère-Orban, des Ardennes ; rue Charles Horion (Thier-à-Liège).
L. rudérale L. Quai de Rome (Val-Benoît), Droixhe.
* *L. virginicum* L. Quai de Rome.
Thlaspi arvense L. Idem.
Alliaria officinalis SCOP. Haies. CC.
* *Sisymbrium altissimum* L. (*S. Sinapistrum* CRANTZ.) Quais : de Rome, pe Jupille ; boulevards : R. Poincaré, Hector Denis ; Ile-oux-Gsiers ; rues : Haut-des-Tawes, de la Chartreuse, Bois-l'Evêque, Bagolet.
S. austriacum JACQ. Quais : des Ardennes, Marcellis, Mativa, de la Boverie ; Boulevard R. Poincaré (Englebert).
* *S. orientale* L. (*S. Columnae* JACQ.) Quai de Rome, Ile-aux-Osiers. RR.
S. officinale (L.) SCOP. Haies, décombres, chemins. C.
Descurainia Sophia (L.) WEBB. (*S. Sophia* L.) Quai de Rome, Ile-aux-Osiers. RR.

Sinapis arvensis L. Décombres, cultures.

Diplotaxis tenuifolia (L.) DC. Vieux murs ; rue du Péry. AR.

Barbarea vulgaris R. BR. Quai de l'Ourthe (Englebert) ; prairies (pér.).

Roripa amphibia (L.) BESS. (*Nasturtium amphibium* (L.) R. BR.) Quais Englebert (Ourthe) et Mativa.

R. islandica (OEDER) (*R. palustris* (POLL.) BESSER) Ile-aux-Osiers ; quais : des Ardennes, Orban, de Rome, Marcellis.

R. silvestris (L.) BESSER (*Nasturtium sylvestre* (L.) R. BR.) Quais : des Ardennes, Marcellis, de la Boverie, Frère-Orban.

Cardamine pratensis L. Pelouses, prairies. C.

C. hirsuta L. Thier-à-Liège. R.

Capsella bursa-pastoris (L.) MEDIK. CC.

var. *integrifolia* LEJ. Quai de Rome.

Camelina sativa (L.) CRANTZ subsp. *microcarpa* (*C. silvestris* WALLR.) Quai de Rome. RR.

Vogelia paniculata (L.) HORNEMAN (*Neslia paniculata* (L.) DESV.) Quai de Rome, Ile-aux-Osiers. RR.

Erophila verna (L.) MEYER (*Draba verna* L.) Vieux murs ; Quai de Rome. Thier-a-Liège. R.

Erysimum cheiranthoides L. Quai de Rome, Froidmont, Ile-aux-Osiers. AC.

* *E. repandum* L. Quai de Rome. RR.

* *Cheiranthus cheirii* L. Vieux murs ; rues : du Péry, Vivegnis (remparts), du Baneux, Basse-Sauvenière, Cour des Mineurs.

* *Berteroa incana* DC. (*Alyssum incanum* L.) Quai de Rome, Ile-aux-Osiers.

* *Bunias Erucago* L. Quai des Ardennes (RONCART) R.

Conringia orientalis (L.) DMKT. (*Erysimum orientale* R. BR.) Quai de Rome. RR.

RESEDACEAE

Reseda lutea L. Rues : des Métiers, des Glacis, En-Bois, d'Angleur, Bois-S'-Gilles ; boulevard R. Poincaré.

var. *crispa* (MILL.) LEJ. Rues : Haut-des-Tawes, de Froidmont, Citadelle ; quais : Frère-Orban, des Ardennes ; boulevard R. Poincaré.

Reseda Luteola L. Avenue des Tilleuls ; rues : Pouplin, Degrés-des-Tisserands, Citadelle, du Sergent Meix, Vivegnis (remparts), de Froidmont, des Vignes, Bois-S'-Gilles, Thier-à-Liège ; quais : des Ardennes, Marcellis, de Jupille, du Barbou.

ROSALES

CRASSULACEAE

Sedum acre L. Vieux murs, anciens terrils. Boulevard Kleyer, rue Naimette, quai Frère-Orban.

S. album L. Thier-à-Liège.

S. mite GILIB. (*S. boloniense* LOIS.) Parc Gramme.

S. reflexum L. Vieux murs ; rues : Pierreuse, du Péry, Lacroix, Naimette, Montagne St^e-Walburge ; Citadelle, Thier-à-Liège.

SAXIFRAGACEAE

Saxifraga caespitosa L. Parcs.

S. tridactylites L. Vieux murs des anciens remparts.

ROSACEAE

* *Spiraea salicifolia* L. Parcs, rue de Froidmont.

Cotoneaster integerrima MEDIK. (*C. vulgaris* LINDL.) Parcs, vieux murs : Vennes. RR.

Pirus Aucuparia L. (*Sorbus*) Parcs, Cointe.

P. communis L. Boulevard Kleyer, cultures.

P. Malus L. Parcs, cultures.

Mespilus monogyna ALL. (*Crataegus*) Haies (pér.).

M. oxyacantha CRANTZ. (*Crataegus*) Idem.

Rubus. Haies et ruelles de la périphérie ; nombreux hybrides.

PRINCIPALES ESPÈCES OBSERVÉES :

Rubus caesius L. Rues : des Cailloux, Bois-St-Gilles, En-Bois, des Petites-Roches ; quai Frère-Orban. C.

R. geniculatus KALTENBACH. Haies (pér.) ; rues : des Cailloux, du Baneux, Cointe.

R. hystrix WEIHE ET NEES. Rue des Cailloux.

R. Idaeus L. Avenue des Platanes, Bois-Fabry, rue En-Bois.

R. macrophyllus WEIHE ET NEES. Rue du Petit-Bourgogne, avenue de la Laiterie, Thier-à-Liège.

R. plicatus W. ET N. Rue Bois-St-Gilles, Thier-à-Liège.

R. rosaceus W. ET N. Cointe. R.

R. ulmifolius SCHOTT. Rues : de Cointe, En-Bois, Chauve-Souris, St-Gilles, du Gros-Gland ; Thier-à-Liège, Citadelle, Chartreuse.

R. vestitus W. ET N. Rues : des Cailloux, Chauve-Souris, En-Bois ; Thier-à-Liège.

Rubus nessensis W. HULL. (*R. suberectus* ANDERS) Rues : du Chéra, Bois-d'Avroy ; Thier-à-Liége, boulevard Kleyer.

R. serpens WEIHE. Bois de Cointe.

Potentilla anserina L. Rue du Gros-Gland, quai Frère-Orban.

P. argentea L. Thier-à-Liége, Ile-aux-Osiers. R.

* *P. recta* L. Quai de Rome (Val-Benoît). R.
var. *obscura* KOCH. Rue de Froidmont. RR.

P. reptans L. Rues : de Cointe, Fond-des-Tawes, de Robermont, Mandeville. C.

Geum urbanum L. Rues : du Chéra, Xhovémont ; haies (pér.).

Alchemilla vulgaris L. Prairies (pér.).

Sanguisorba minor SCOP. (*Poterium Sanguisorba* L.) Ile-aux-Osiers, pelouses et prairies. AR.

Rosa arvensis HUDS. Citadelle. R.

R. canina L. Idem.

Prunus avium L. (*Cerasus avium* MÖNCH.) Parcs, Bois Fabry, Cointe.

P. Padus L. (*Cerasus*) Parcs, rue du Gros-Gland, avenue de Gerlache. R.

P. spinosa L. Haies (pér.).

LEGUMINOSAE

* *Laburnum anagyroides* MEDIK. (*Cytisus Laburnum* L.) Parcs.

Sarothamnus scoparius (L.) WIMM. Cointe, boulevard Kleyer ; rues : de Bourgogne, Bois-St-Gilles.

Ononis spinosa L. Ile-aux-Osiers.

* *Trigonella caerulea* (L.) Sw. Quai de Rome (Val-Benoît).

* *Medicago arabica* (L.) ALL. Ile-aux-Osiers, quai de Rome.

M. falcata L. Ile-aux-Osiers ; quais : du Barbou, de la Boverie.

* *M. hispida* GAERTNER (*M. apiculata* WILLD.) Ile-aux-Osiers, quai de Rome.

M. lupulina L. Talus, pelouses, prairies. C.

* *Melilotus albus* MEDIK. Ile-aux-Osiers, quai Frère-Orban ; rues : de la Raine, En-Bois, Bois-St-Gilles, d'Angleur, des Vennes, de Froidmont.

M. altissimus THUILL. Ile-aux-Osiers, rue En-Bois ; quais : des Ardennes, Frère-Orban.

* *M. indicus* (L.) ALL. (*M. parviflorus* DESF.) Ile-aux-Osiers, quai de Rome. R.

M. officinalis (L.) MEDIK. Ile-aux-Osiers, rue En-Bois, terrils et quais.

Trifolium arvense L. Thier-à-Liége, Ile-aux-Osiers, quai de Rome.

- Trifolium minus* RELHAN. Pelouses, prairies, talus, quais. C.
T. fragiferum L. Ile-aux-Osiers. R. (nanisme)
* *T. hybridum* L. Ile-aux-Osiers. R.
T. pratense L. Pelouses, prairies, chemins.
T. repens L. Pelouses, prairies, quais, accotements. AC.
Lotus corniculatus L. Ile-aux-Osiers, boulevard Kleyer, haies.
* *Robinia pseudacacia* L. Parcs, Thier Savary, Bois Fabry, Cointe.
* *Colutea arborescens* L. Parcs, Vennes.
* *Coronilla varia* L. Avenue de l'Observatoire, Ile-aux-Osiers, quais :
Frère-Orban, des Ardennes.
Vicia cracca L. Ile-aux-Osiers, Thier-à-Liège ; rues : du Chéra, d'Angleur.
Bois-St-Gilles ; quais : du Condroz, des Ardennes, Marcellis ;
haies (pér.).
V. hirsuta GAY. Quai Frère-Orban. R.
V. lathyroides L. Quai de Rome (Val-Benoît). RR.
* *V. pannonica* CRANTZ. var. *purpurascens* DC. Quai de Rome. R.
V. sepium L. Haies. CC.
var. *albiflora* GAUDIN. Ile-aux-Osiers. RR.
Lathyrus Aphaca L. Quai de Rome (Val-Benoît). R.
* *L. latifolius* L. Boulevard Hector Denis.
L. pratensis L. Prairies (pér.), sentier de la Citadelle.
L. tuberosus L. Quai des Ardennes. RR.

GERANIALES

GERANIACEAE

- Geranium colombinum* L. Haies (pér.)
G. dissectum L. Haies (pér.).
G. molle L. Ile-aux-Osiers, quais, décombres. AR.
G. pusillum BURM. Rue Fosse-Crahay. R.
* *G. pyrenaicum* BURM. Quai de Rome, rue St-Laurent.
G. Robertianum L. Vieux murs, quais, haies. C.
Erodium cicutarium L'HÉRIT. Pelouses, quais, chemins. C.

OXALIDACEAE

- Oxalis acetosella* L. Thier-à-Liège, rue des Cailloux. AR.
O. stricta L. Quai de Rome ; rues : des Marets, des Bruyères, Ile-aux-Osiers, Thier-à-Liège, cultures.

LINACEAE

Linum catharticum L. Chemins. AR.

EUPHORBIACEAE

Mercurialis annua L. Décombres, chemins, cultures. C.

Euphorbia esula L. Ile-aux-Osiers, quai de Rome, Acclimatation.

forme *mosana* LEJ. Ile-aux-Osiers. RR.

forme *salicetorum* (JORD.) HEGI. Idem.

E. exigua L. Décombres, cultures.

E. helioscopia L. Cultures.

E. Peplus L. Décombres, cultures.

SAPINDALES

BUXACEAE

Buxus sempervirens L. Parcs

AQUIFOLIACEAE

Ilex aquifolium L. Haies (pér.), parcs.

forme *laurifolia* (KERN.) LEJ. Parcs.

CELASTRACEAE

Evonymus europaeus L. Parcs, Cointe ; rues : Berrouwa, En-Bois, Ber-nimolin, Citadelle. (Haies).

ACERACEAE

Acer campestre L. Boulevard Hector Denis, bois Fabry ; rues : du Gros-Gland, Fond-des-Tawes.

* *A. platanoides* L. Parcs, Cointe.

* *Acer pseudoplatanus* L. Parcs, Cointe, bois Fabry.

BALSAMINACEAE

* *Impatiens parviflora* DC. Quai R. Poincaré, rue de Campine.

RHAMNALES

RHAMNACEAE

Rhamnus frangula L. Cointe.

MALVALES

TILIACEAE

Tilia cordata MILL. (*T. ulmifolia* SCOP.) Boul. Kleyer, bois Fabry.

T. platyphyllos SCOP. Parcs, allées, Cointe.

MALVACEAE

Malva moschata L. Ile-aux-Osiers. R.

M. pusilla WITHERINY (*M. rotundifolia* L.) Rues : du Baneux, du Thier-à-Liége.

M. silvestris L. Rues : des Remparts, du Baneux, Mississipi, de Campine, du Snapeux, Panaye, des Bégards, du Péry, Bagolet, St-Gilles ; boulevard Th. Radoux, Ile-aux-Osiers.

PARIETALES

GUTTIFERAE

Hypericum hirsutum L. Rue du Chéra.

H. perforatum L. Quais : Frère-Orban, des Ardennes, Marcellis ; rues : du Chéra, du Baneux, de la Faille ; Thier-à-Liége.

H. quadrangulum L. Thier-à-Liége.

VIOLACEAE

Viola odorata L. Haies (pér.), cultures. R.

MYRTIFLORAE

THYMELAEACEAE

Daphne mezereum L. Parcs.

ELAEAGNACEAE

Hippophae rhamnoides L. Parcs.

LYTHRACEAE

Lythrum Salicaria L. Ile-aux-Osiers ; quais : Poincaré (Ourthe), Marcellis, de la Boverie.

OENOTHERACEAE

Epilobium angustifolium L. (*E. spicatum* LMK.) Rue En-Bois.

E. hirsutum L. Quai Englebert (Ourthe), rue En-Bois.

E. montanum L. Rue du Baneux.

E. parviflorum SCHREB. Quai Marcellis, rue Panaye.

Epilobium tetragonum L. Quai Frère-Orban, Thier-à-Liège.

Oenothera biennis L. Rue Xhovémont.

Circaea lutetiana L. Rues : Panaye, du Chéra, du Gros-Gland, des Bruyères.

UMBELLIFLORAE

ARABIACEAE

Hedera helix L. Vieux murs, Cointe ; rues : du Gros-Gland, des Bégards, du Péry.

UMBELLIFERAE

Chaerophyllum temulum L. Haies. C.

Chaerifolium silvestre (L.) SCHINZ et THELLUNG (*Anthriscus vulgaris* PERS.)
Haies, prairies. CC.

Scandix pecten Veneris L. Quai de Rome, cultures.

Torilis Anthriscus (L.) GMEL. Haies. C.

Apium nodiflorum (L.) LAG. (*Helosciadium*) Quai Englebert. R.

Aegopodium podagraria L. Rue du Gros-Gland.

Pimpinella major (L.) HUDSON. Talus, prairies. AC ; rue Mandeville, av. de l'Observatoire, Thier-à-Liège.

P. saxifraga L. Thier-à-Liège, Citadelle, Chartreuse, rue de Robermont.

* *Foeniculum vulgare* MILLER. (*F. capillaceum* GILIB.) Thier-à-Liège, Droixhe. R.

* *Anethum graveolens* L. Thier-à-Liège, quai de Rome. RR.

Aethusa cynapium L. Décombres. AC. Ile-aux-Osiers ; Rues : des Moulins, des Bégards, Mississipi ; quais : Frère-Orban, de Rome.
var. *agrestis* WALLR. Rue Berrouwa.

Pastinaca sativa L. Val-Benoit, Ile-aux-Osiers, Thier-à-Liège.

Heracleum sphondylium L. Prairies, talus. C. Quais : du Condroz, des Ardennes.

var. *angustifolium* LEJ. (f. *angustisectum* GREMLI) Boulevard Kleyer, rue Fond-des-Tawes.

Daucus carota L. Talus, pelouses, quais, prairies. CC.

CORNACEAE

Cornus mas L. Parcs. Avenue de l'Observatoire, boulevard Th. Radoux, rue du Gros-Gland, impasse Pirette.

C. sanguinea L. Rues : Bois-St-Gilles, des Bruyères ; parcs, haies (pér.).

METACHLAMYDEAE

PRIMULALES

PRIMULACEAE

Lysimachia vulgaris L. Quais : de l'Ourthe, Poincaré, Englebert, du Condroz, Mativa, Frère-Orban ; rue de Froidmont, Acclimatation.

Anagallis arvensis L. Quais, cultures. AC.

var. *caerulea* (SCHREB.) COSS. ET GERM. Ile-aux-Osiers, Thier-à-Liège, quai de Rome.

PLUMBAGINALES

PLUMBAGINACEAE

Statice Armeria L. var. *maritima* (MILLER) GAMS. Parcs et parterres, cultures.

CONTORTAE

OLEACEAE

Fraxinus excelsior L. Parcs. Cointe, Bois-Fabry, Boulevard Kleyer ; rues : En-Bois, Citadelle, Montagne S^{te}-Walburge.

Ligustrum vulgare L. Haies (pér.), Cointe.

APOCYNACEAE.

* *Vinca major* L. Rue des Marais, cultures.

V. minor L. Cointe. R.

var. *nemorensis* JORD. Cointe. RR.

TUBIFLORAE

SOLANACEAE

* *Lycium barbarum* L. Haies (pér.) ; rues : Pierreuse, Naimette, Thier Savary, Montagne S^{te}-Walburge ; quai du Barbou.

Hyoscyamus niger L. Avenue des Tilleuls. R.

Solanum dulcamara L. Quai de Rome, Ile-aux-Osiers.

S. nigrum L. Ile-aux-Osiers ; rues : Fosse-Crahay, Fond-des-Tawes, de Robermont, En-Glain, du Laveu ; impasse du Chéra ; quais : de Rome, de l'Ourthe, R. Poincaré, S^{te}-Barbe.

var. *chlorocarpum* SPENN. Quai du Barbou.

SCROPHULARIACEAE

Verbascum nigrum L. Ile-aux-Osiers ; quais : Marcellis, des Ardennes ; boulevard Th. Radoux.

Verbascum Thapsus L. Ile-aux-Osiers ; rues : de Froidmont, Vivegnis (remparts), des Remparts, Mississipi ; Thier-à-Liège, talus et vieux murs.

* *Linaria Cymbalaria* L. Vieux murs et quais. AC. Rues : Monulphe, Basse-Sauvinière, Thier de la Fontaine, des Bégards, Pierreuse, des Remparts, Naimette, Cour des Mineurs, Jolivet, ; av. des Tilleuls ; quais : Frère-Orban, Marcellis, de la Boverie, Van Hougarden, Van Beneden, des Pêcheurs, du Barbou, G. Kurth.

Chaenorrhinum minus (L.) LANGE. (*Linaria minor* (L.) DESF.) Quais, décombres, murs. C.

Linaria vulgaris MILL. Vieux murs, quais, terrils. C.

Kickxia Elatine (L.) DUM. (*Linaria Elatine* MILL.) Ile-aux-Osiers, rue du Chéra, quai de Rome, Thier-à-Liège, cultures.

* *Antirrhinum majus* L. Murs ; rues : Hocheporte, Pierreuse, du Péry, Khovémont.

A. Orontium L. Ile-aux-Osiers, quai de Rome, Thier-à-Liège.

Scrophularia auriculata L. (*S. aquatica* L.) Rue des Moulins. RR.

S. nodosa L. Quais : Marcellis, Orban, de la Boverie ; rues : des Bruyères, Mandeville, des Cailloux.

Veronica agrestis L. Ile-aux-Osiers, quai de Rome, cultures.

V. arvensis L. Thier-à-Liège, cultures.

V. hederæfolia L. Haies (pér.).

V. polita FRIES. Vieux murs, Ile-aux-Osiers.

* *V. spicata* L. Pares.

* *V. Tournefortii* GMEL. (*V. persica* POIR.) Quai de Rome (Val-Benoît).

CONVOLVULACEAE

Calystegia sepium (L.) R. BR. (*Convolvulus sepium* L.) Haies (pér.).
Rues : Pierreuse, des Métiers ; avenue de la Laiterie.

Convolvulus arvensis L. Rues : de Cointe, Pouplin ; avenue des Tilleuls.

BORRAGINACEAE

* *Borrago officinalis* L. Rue des Bruyères.

* *Lappula echinata* GILB. (*Echinosperrum Lappula* LEHM.) Ile-aux-Osiers. RR.

Symphytum officinale L. Boul. Kleyer, rue Bois-Gotha. R.

Lycopsis arvensis L. Thier-à-Liège. R.

Myosotis arvensis (L.) HILL. (*M. intermedia* LINK.) Thier-à-Liège.

Myosotis collina HOFFM. (*M. hispida* SCHLECKT) Ile-aux-Osiers, Thier-à-Liège, vieux murs, chemins.

M. scorpioides L. (*M. palustris* WITH.) Ile-aux-Osiers, rue En-Bois.

Echium vulgare L. Boul. Kleyer ; rues : Chauve-Souris, des Tisserands, des Bégards. Vieux murs et terrils.

VERBENACEAE

Verbena officinalis L. Quais : Frère-Orban, des Ardennes.

LABIATAE.

Ajuga reptans L. Haies, prairies, talus (pér.).

Teucrium scordonia L. Thier-à-Liège ; avenues : de Bourgogne, de la Laiterie ; rues : Bois-St-Gilles, des Petites-Roches.

Scutellaria galericulata L. Ile-aux-Osiers, quai Poincaré. R.

Nepeta Cataria L. Quai Marcellis. RR.

Glechoma hederacea L. Haies (pér.).

Brunella vulgaris L. Thier-à-Liège, Cointe.

Lamium album L. Haies, rue des Bégards.

L. amplexicaule L. Ile-aux-Osiers, quai de Rome, Droixhe ; cultures.

L. galeobdolon (L.) CRANTZ. (*Galeobdolon luteum* HUDS.) Rues : des Cailloux, du Gros-Gland, haies (pér.) AR.

L. purpureum L. Décombres, cultures, quais.

Galeopsis dubia LEERS. (*G. villosa* HUDS.) Rues : Bois-St-Gilles, du Gros-Gland.

G. ladanum L. Ile-aux-Osiers, quai de Rome.

G. tetrahit L. Ile-aux-Osiers, quai de Rome, rue Bois-St-Gilles.

Ballota nigra L. Thier-à-Liège, Citadelle, boulevard Kleyer ; rues : Naimette, du Sergent Meix, Fosse-Crahay, de Robermont, des Fusillés, des Moulins, de Froidmont.

Stachys annuus L. Thier-à-Liège ; cultures. R.

S. arvensis L. Cultures. AR.

S. officinalis (L.) TRÉVISAN (*Betonica officinalis* L.) Cointe, rue Xhovémont.

S. paluster L. Quais : de l'Ourthe, Marcellis.

S. silvaticus L. Rues : de Cointe, Panaye, des Cailloux, Fond-des-Tawes, du Gros-Gland.

* *Salvia verticillata* L. Ile-aux-Osiers, quai de Rome ; rues : de Bourgogne, de Froidmont. R.

* *Hyssopus officinalis* L. Rues : Hocheporte, des Vennes.

Origanum vulgare L. Quai des Ardennes, rue du Chéra.

Lycopus europaeus L. Acclimatation ; quais : Poincaré, du Condroz, des Ardennes, Marcellis, de la Dérivation, de la Boverie, Frère-Orban.

Mentha aquatica L. Ile-aux-Osiers, quai des Ardennes, rue de Froidmont.

M. arvensis L. Quais, cultures. C.

M. rotundifolia (L.) HUDS. Ile-aux-Osiers ; rues : de Froidmont, Fond-des-Tawes.

PLANTAGINALES

PLANTAGINACEAE

Plantago lanceolata L. Pelouses, prairies, chemins. C.

P. major L. Quai d'Amersœur ; rues : Mandeville, Panaye, des Bruyères.
var. *minimum* DC. Rue du Baneux.

P. media L. Pelouses, prairies, chemins, quais. C.

RUBIALES

RUBIACEAE

Sherardia arvensis L. Ile-aux-Osiers, quai de Rome (Val-Benoît), cultures.

Galium aparine L. Haies (pér.) ; rues : du Chéra, Bois-St-Gilles, d'Angleur. AC.

G. cruciata (L.) SCOP. Haies (pér.). AR.

G. hercynicum WEIGL. (*G. saxatile* L.) Quai Marcellis.

G. Mollugo L. Haies, talus. AC.

G. tricornis STOKES. Quai de Rome (Val-Benoît). RR.

G. uliginosum L. Ile-aux-Osiers.

G. verum L. Thier-à-Liège, rue du Chéra ; quais : du Condroz, des Ardennes. AR.

CAPRIFOLIACEAE

Sambucus nigra L. Thier-à-Liège, Cointe, boulevard Hector Denis ; rues : du Gros-Gland, des Fusillés ; haies.

S. racemosa L. Cointe (bois), rue En-Bois. R.

Viburnum opulus L. Cointe, parcs.

V. Lantana L. Parcs.

* *Symphoricarpos racemosus* MICHX. Haies et parcs, boulevard Kleyer, rue En-Bois.

Lonicera periclymenum L. Cointe, Citadelle. R.

ADOXACEAE

Adoxa moschatellina L. Thier-à-Liège ; rues : des Cailloux, du Gros-Gland, haies (pér.).

VALERIANACEAE

Valerianella olitoria (L.) MOENCH. Quai de Rome, berges de la Meuse, cultures.

* *V. rimosa* BASTARD. (*V. auricula* DC.) Cultures.

Valeriana officinalis L. Rue des Cailloux. R.

DIPSACACEAE

Knautia arvensis L. Prairies, talus. AC.

Scabiosa columbaria L. Talus de l'Ourthe, de la Meuse, Cointe, Thier-à-Liège, prairies.

Succisa pratensis MOENCH. (*Scabiosa succisa* L.) Cointe, Thier-à-Liège, prairies (pér.).

CUCURBITALES

CUCURBITACEAE

Bryonia dioica Jacq. Haies (pér.). AC. Rues : des Cailloux, Naimette, Wazon, des Glacis, de la Sèche, des Fusillés, Nestor Michel, du Gros-Gland ; avenue C. de Gerlache, chemin de la Citadelle, sentier du Haut-Pré, boulevards Kleyer et Hector Denis, rue Lacroix.

CAMPANULALES

CAMPANULACEAE

Campanula rapunculoides L. Rue de Rocour. RR.

C. rapunculus L. Prairies, haies (pér.).

C. rotundifolia L. Quai Orban, rue des Remparts, cour des Mineurs.-Vieux murs, quais, prairies, chemins. C.

C. trachelium L. Cointe, Thier-à-Liège ; haies. R.

COMPOSITAE

Eupatorium cannabinum L. Quais : Marcellis, de la Boverie, Acclimatation ; rue de Froidmont.

* *Solidago canadensis* L. Ile-aux-Osiers, rue de Froidmont.

S. virga-aurea L. Cointe (bois). R.

Bellis perennis L. Pelouses, prairies. CC.

- * *Aster novi-belgii* L. Ile-aux-Osiers, Acclimatation.
- Erigeron acer* L. Avenue des Tilleuls, rue Pouplin ; quais : de la Boverie, des Ardennes.
- E. canadensis* L. Décombres, quais, chemins. C.
- Gnaphalium uliginosum* L. Ile-aux-Osiers.
- Inula Conyza* DC. Thier-à-Liége, rue Bois-d'Avroy.
- Pulicaria dysenterica* (L.) GAERTN. Ile-aux-Osiers. R.
- * *Xanthium spinosum* L. Ile-aux-Osiers. R.
- Bidens tripartitus* L. Quai Poincaré.
- * *Galinsoga aristulata* BICKNELL. (*G. parviflora* CAV. var. *hispida* DC.)
Rue des Vennes. RR.
- Anthemis arvensis* L. Décombres, cultures, Ile-aux-Osiers.
- A. Cotula* L. Quai de Rome, Ile-aux-Osiers.
- Achillea millefolium* L. Pelouses, prairies, chemins. CC.
- A. Ptarmica* L. Quai du Condroz.
- Matricaria chamomilla* L. Quais, décombres, chemins. CC.
- M. discoidea* DC. Quai Frère-Orban, boulevards Kleyer et Hector Denis, Citadelle ; rues : Bois-l'Evêque, Bois-d'Avroy.
- M. inodora* L. Décombres, cultures.
- Chrysanthemum Leucanthemum* L. (*Pyrethrum*) Pelouses, prairies, terriis, C.
- C. Parthenium* (L.) BERNH. Thier-à-Liége ; rues : Basse-Sauvenière, Bois-S'-Gilles, Pierreuse, Cour des Mineurs, de Robermont, des Moulins ; quais : Orban, de la Boverie.
- C. Tanacetum* KARSCH. (*Tanacetum vulgare* L.) Décombres, terrains vagues, quais, talus. CC.
- Ariemisa vulgaris* L. Décombres, terrains vagues, quais. CC.
- Tussilago farfara* L. Décombres, terrains vagues, terriis, chemins, quais. CC.
- Senecio Jacobaea* L. Terrils, prairies, talus, chemins. C.
- S. viscosus* L. Quais : de Rome, Van Beneden, de la Grande-Bretagne ; rues : En-Bois, Chauve-Souris, Ile-aux-Osiers, Thier-à-Liége.
- S. vulgaris* L. Quais, chemins, cultures. C.
- Actium minus* (HILL.) BERNH. (*Lappa minor* DC.) Quai Frère-Orban, avenue C. de Gerlache, boulevard Kleyer ; rues : Bois-d'Avroy, Mandeville, de Cointe, du Chéra, S'-Gilles, des Vennes, de Froidmont.
- Carduus crispus* L. Citadelle, rue Mandeville, boul. Kleyer, Thier-à-Liége.

Carduus nutans L. Ile-aux-Osiers. R.

Cirsium arvense (L.) SCOP. Décombres, chemins, terrains vagues. C.
var. *mile* WIM. ET GRAB. Quai de Rome, rue de Bourgogne. RR.

C. lanceolatum (L.) HILL. Décombres, chemins ; rues : Mandeville,
Pierreuse.

Onopordon Acanthium L. Droixhe.

Centaurea Calcitrapa L. Droixhe. R.

Centaurea cyanus L. Quais, cultures.

C. Jacea L. Quais, chemins, prairies. C. Rues : Pouplin, du Péry.

Cichorium intybus L. Décombres, terrains vagues ; rue de Robermont.

Lapsana communis L. Thier-à-Liège, rue du Chéra, aven. C. de Gerlache,
haies (pér.).

Picris echioides L. (*Helminthia echioides* GAERTN.) Plaine de Droixhe. RR.

P. hieracioides L. Rues : Bois-St-Gilles, En-Bois, Chauve-Souris, Pou-
plin, Lacroix, de Robermont ; quais : de Rome, Frère-Orban, de la
Boverie ; Ile-aux-Osiers, Thier-à-Liège, Droixhe.

Crepis biennis L. Prairies (pér.). C.

C. capillaris (L.) WALLR. (*C. virens* L.) Quais, prairies, chemins. C.

C. foetida L. (*Barkhausia foetida* SCHMIDT) Bois-St-Gilles. R.

Hieracium auricula LAM. ET DC. Boulevard Kleyer. R.

H. Lachenalii GMEL. (*H. vulgatum* FRIES) Vieux murs et quais. Cointe,
Thier-à-Liège.

H. levigatum WILLD. (*H. tridentatum* FRIES.) Avenue des Platanes, rue
Pierreuse ; les quais, Thier-à-Liège. C.

H. murorum L. Rue Samery, murs.

H. pilosella L. Rues : Petit-Bourgogne, Haut-des-Tawes, des Cotillages.

H. piloselloides WILL. (*H. praealtum* (VILL.) GOEHN.) Murs, terrils. Rues :
de Bourgogne, Chauve-Souris, St-Gilles, Pouplin, Monulphe, Bois-
St-Gilles ; boulevard Kleyer, quai des Ardennes. RR.

H. pratense TAUSCH. (*H. caespitosum* DMRT.) Pelouse : rue Mont-St-
Martin (CHARLET). RRR.

H. Sabaudum L. (*H. boreale* FRIES) Avenue C. de Gerlache ; rues : de
Cointe, St-Gilles, Bois-St-Gilles, En-Bois, Bois-Gotha ; quais : du
Condroz, Marcellis ; boulevard Kleyer, Thier-à-Liège.

H. umbellatum L. Cointe (bois).

Hypochoeris radicata L. Pelouses, prairies, chemins. C.

Leontodon autumnale L. Prairies, pelouses, chemins, quais. C.

Leontodon hispidus L. Quais, chemins. C.

L. nudicaulis (L.) BANKS. (*Thrinia hirta* ROTH.) Pelouses, prairies. C.

Taraxacum officinale WEBER. Pelouses, prairies, chemins. CC.

Lactuca Scariola L. Quais : des Ardennes, Frère-Orban, de Jupille ; rues : Chauve-Souris, Mississipi, Haut-des-Tawes, du Baneux, En-Bois, Bagolet, Bois-S'-Gilles, Gust. Thiriart ; boul. Kleyer, Ernest Solvay, Ile-aux-Osiers.

var. *dubia* JORD. (f. *integrifolia* LEJ.) Ile-aux-Osiers, rue de la Raine, boulevard Kleyer. R.

Mycelis muralis (K.) REICHB. (*Lactuca muralis* LESS.) Ile-aux-Osiers, quai de Rome. R.

Sonchus arvensis L. Quai Marcellis, cultures.

S. asper (L.) HILL. Quai Van Beneden, chemins, cultures.

S. oleraceus L. Quais : de Rome, Marcellis, de la Boverie ; rue Chauve-Souris ; décombres, cultures.

Tragopogon pratensis L. Quai des Ardennes, rue de Cointe, Citadelle, Thier-à-Liége. Prairies (pér.).

MONOCOTYLEDONEAE

HELOBIAE

ALISMATACEAE

Alisma plantago L. Quai Frère-Orban, des Ardennes, de l'Ourthe, Poincaré (Ourthe).

Sagittaria sagittifolia L. Quai de la Dérivation.

HYDROCHARITACEAE

Elodea canadensis RICH. Quais : des Pêcheurs, Marcellis.

POTAMOGETONACEAE

Potamogeton densus L. Acclimatation. (Meuse).

P. lucens L. Quai du Condroz.

P. natans L. Quai Poincaré.

P. obtusifolius MERT. ET KACH. Acclimatation (Meuse).

P. pectinatus L. Quai de Rome, Acclimatation (Meuse)

P. perfoliatus L. Quais : Frère-Orban, du Condroz, Mativa, Acclimatation, Poincaré, de la Dérivation.

LILIIFLORAE

LILIACEAE

Allium oleraceum L. Thier-à-Liége. R.

A. vineale L. Thier-à-Liége, rue du Chéra.

Ornithogalum umbellatum L. Pelouses du Parc d'Avroy (MONOYER).

Asparagus officinalis L. Thier-à-Liége. R.

JUNCACEAE

Juncus bufonius L. Lieux frais, quais. C.

J. compressus JACQ. Ile-aux-Osiers.

J. glaucus EHRH. Idem.

Luzula campestris (L.) DC. Pelouses, prairies (pér.), Cointe.

L. pilosa WILLD. (*L. vernalis* DC.) Cointe.

L. silvatica (HUDS.) GAUDIN. Cointe. AR.

AMARYLLIDACEAE

Galanthus nivalis L. Parcs, cultures.

* *Narcissus poeticus* L. Cultures.

N. pseudonarcissus L. Parcs, jardins.

IRIDACEAE

Iris pseudacorus L. Quai Poincaré.

MICROSPERMAE

ORCHIDACEAE

Epipactis latifolia (L.) ALL. Pelouses du Parc de la Boverie. RR.

SPATHIFLORAE

ARACEAE

Acorus calamus L. Ourthe.

Arum maculatum L. Cointe. Haies (pér.). R.

LEMNACEAE

Lemna minor L. Etangs.

PANDANALES

SPARGANIACEAE

Sparganium ramosum HUDS. Quais : Poincaré, Orban, Dérivation.

GLUMIFLORAE

CYPERACEAE

- Scirpus lacustris* L. Quais : du Condroz, Orban, de la Dérivation.
Heleocharis palustris (L.) R. BR. Quai du Condroz.
Carex gracilis CURT. (*C. acuta* L.) Quais : du Condroz, des Ardennes, Mativa, Orban, de la Boverie, Poincaré, Dérivation. Acclimatation (Meuse).
C. hirta L. Quais : Frère-Orban, de la Boverie, des Ardennes ; Ile-aux-Osiers.
C. silvatica HUDS. Cointe (bois). R.
C. vulpina L. Ile-aux-Osiers.

GRAMINEAE

- Bromus arvensis* L. Rue En-Bois. R.
B. hordaceus L. (*B. mollis* L.) Pelouses, prairies. C.
B. racemosus L. Thier-à-Liège, chemins. AC.
B. sterilis L. Talus, terrils, chemins. CC.
B. tectorum L. Quai de Rome, Thier-à-Liège, terrils. AR.
Festuca elatior L. Quai Poincaré, rue des Cailloux, prairies.
 subsp. *pratensis* (HUDS.) HACK. Prairies (pér.).
 subsp. *arundinacea* (SCHRAB.) HACK. Quais : de Rome (Val-Benoît), Frère-Orban, du Condroz, Mativa, Poincaré, Dérivation, Ile-aux-Osiers.
F. gigantea (L.) VILL. Rues : du Gros-Gland, de la Sêche. R.
F. heterophylla LAM. Thier-à-Liège, Cointe, prairies.
F. myuros L. (*F. Pseudo-Myuros* SOY.-WILL.) Thier-à-Liège. RR.
F. ovina L. Cointe, pelouses.
 subsp. *duriuscula* L. Cointe, pelouses, chemins. AC.
 var. *glauca* (LAM.) KOCH. Avenue des Tilleuls ; Quais : Marcellis, Godefroid Kurth. R.
F. rubra L. Cointe, Thier-à-Liège ; rues : de Bourgogne, de Robermont.
Brachypodium stivaticum (HUDS.) ROEM. ET SCHULT. Rues : des Cailloux, du Gros-Gland, Cointe.
Glyceria aquatica (L.) WAHLENB. Quai Poincaré.
G. fluitans (L.) R. BR. Quai Poincaré.
Poa annua L. CC. partout.

- Poa compressa* L. Quais, vieux murs. C.
P. nemoralis L. Cointe, Thier-à-Liège, bois Fabry, haies. C.
P. pratensis L. Pelouses, chemins, prairies, murs. C.
P. trivialis L. Talus, quais, prairies. AC.
Briza media L. Prairies (pér.).
Molinia coerulea MOENCH. Cointe. AR.
Dactylis glomerata L. Talus, chemins, prairies. C.
Cynosurus cristatus L. Pelouses, prairies. AC.
Melica ciliata L. Quai Orban.
M. uniflora RETZ. Cointe (bois). AR.
Agropyrum caninum (L.) BEAUV. Avenue des Tilleuls ; chemins.
A. repens (L.) P. BEAUV. Avenue de Gerlache ; rues : des Cailloux, Fond-des-Tawes ; quai Frère-Orban, Thier-à-Liège. AC.
Hordeum murinum L. Murs, chemins, terrils. CC.
* *Lolium multiflorum* LAM. Quai de Rome, Ile-aux-Osiers.
L. perenne L. Pelouses, quais, prairies. C.
 var. *cristatum* (PERS.) DUMORT. Val Benoît, Ile-aux-Osiers. R.
 var. *tenue* DUMORT. Cointe, Thier-à-Liège, rue du Baneux.
 var. *ramosum* SM. Ile-aux-Osiers. R.
Cynodon dactylon (L.) PERS. Quai Frère-Orban. RR.
Trisetum flavescens (L.) P. BEAUV. Talus, prairies (pér.).
Avena strigosa SCHREB. Quai de Rome (Val-Benoît).
Arrhenaterum elatius MERT. ET KOCH. Talus, chemins, prairies, haies. C.
Deschampsia caespitosa (L.) P. BEAUV. Av. de la Laiterie. Cointe (bois).
D. flexuosa (L.) TRIN. Rues des Cailloux, Cointe (bois), Thier-à-Liège.
Holcus lanatus L. Rue Pouplin. Pelouses, prairies, haies. C.
H. mollis L. Cointe (bois). R.
Calamagrostis epigeios (L.) ROTH. Chartreuse. R.
Agrostis alba L. Quai des Ardennes, Cointe, Thier-à-Liège. R.
A. canina L. Rue de Cointe, terrils. AC.
A. spica-venti L. (*Apera spica-venti* L.) Ile-aux-Osiers, quai de Rome, rue des Vennes.
A. vulgaris WITH. Terrils, chemins, quais. CC.
Alopecurus myosuroides HUDS. (*A. agrestis* L.) Chemins, cultures. AC.
A. pratensis L. Pelouses, prairies. AC.

Phleum pratense L. Prairies. AC.

Milium effusum L. Cointe (bois). AR.

Anthoxanthum odoratum L. Pelouses, prairies. AC.

Phalaris arundinacea L. (*Baldingera*... DMRT.) Quais : de Rome, Poincaré, des Ardennes, du Condroz, Orban, Van Beneden, Van Hoegarden, de la Dérivation, Ile-aux-Osiers.

* *P. canariensis* L. Décombres. AR.

Digitaria sanguinalis (L.) Scop. Rues : du Baneux, Fond-des-Tawes. RR.

Echinochloa crus-galli (L.) P. Beauv. (*Oplismenus crus-galli* DMRT.) Quai de Rome (Val-Benoît), Ile-aux-Osiers. R.

Setaria verticillata (L.) P. Beauv. Rues : du Baneux, des Vennes ; cultures. R.

S. viridis (L.) P. Beauv. Rues : du Baneux, Fond-des-Tawes, Coupée, des Vennes ; chemins et cultures. AR.

Liège, le 26 mars 1938.

UNIVERSITÉ DE LIÈGE
Laboratoire de Botanique Systématique
et de Morphologie Végétale

LE JEUNIA

BULLETIN

DES

BOTANISTES LIÉGEOIS

Tome II

Fascicule 4

Juillet 1938

Editions J. D. L.

CONTRIBUTION A L'ANATOMIE DU GENRE EPHEDRA

par

ARMAND MONOYER

LA SYMÉTRIE CHEZ LES EPHEDRA.

Dès 1885, dans son mémoire sur l'*Urtica dioïca*, GRAVIS¹ a attiré l'attention sur l'existence, dans une espèce déterminée, de différents degrés de complications du système vasculaire.

Il a démontré que ces complications sont, dans un même individu, sous la dépendance du niveau, de la hauteur, de l'âge ; d'autre part, au sein de l'espèce, on constate en comparant de nombreux individus, que ces complications vasculaires sont en outre sous la dépendance des conditions biologiques externes ou internes.

Ce sont ces complications diverses que GRAVIS a désignées par l'expression : «modèles vasculaires».

Dans un mémoire² sur l'Anatomie du genre *Scirpus*, nous avons étendu au genre, la notion si féconde des modèles vasculaires. Pour cela nous avons essayé de déceler dans ce genre, un type vasculaire unique, type réalisé par les modèles différents suivant les espèces envisagées.

Le genre *Ephedra*, s'il possède lui aussi un type vasculaire unique, réalise ce type suivant des modèles différents caractérisés partiellement par des symétries diverses.

1. A. GRAVIS. Recherches anatomiques sur les organes végétatifs de l'*Urtica dioïca* L.
Ext. Mém. cour. Acad. Roy. Belg. XLVII, in 4o. (1885).

2. A. MONOYER. Contribution à l'Anatomie du genre *Scirpus*.
Ext. Mém. Soc. Roy. Sciences Lg. 3e série T. XVIII. (1933).

En effet, dans son mémoire³ consacré à l'étude des Gnétales (1930), L. GEORGE a rencontré quatre modèles de structure vasculaire dans l'ensemble du genre *Ephedra*.

Deux de ces modèles sont à symétrie bilatérale, les deux autres sont à symétrie rayonnée (voir notre planche).

On remarquera que l'orientation respectée dans nos dessins est celle qui a été définie par C. E. BERTRAND⁴ dans sa Théorie du faisceau, c'est-à-dire qu'on suppose toujours l'observateur placé sur l'axe du membre étudié, la tête dirigée vers le point de végétation, les pieds à l'opposé et le visage regardant le premier faisceau sortant médian. L'observateur voit alors les faisceaux de la tige disposés en cercle autour de lui : parmi ces faisceaux, les uns se montrent à sa droite, d'autres à sa gauche, d'autres en face de lui (faisceaux antérieurs), d'autres enfin derrière lui (faisceaux postérieurs).

1. — MODÈLES A SYMÉTRIE BILATÉRALE.

Appartiennent à cette catégorie, les *Ephedra* à 8 faisceaux, tels : *Ephedra nebrodensis* TIN., *E. antisiphilitica* BERL., *E. Twediana* C. A. M., *E. distachya* L., *E. helvetica* C. A. M., *E. intermedia* S. ET M., *E. altissima* DESF.

Les faisceaux sont répartis comme dans la fig. 1, c'est-à-dire qu'ils sont groupés par deux, une «paire» de grands alternant régulièrement avec une «paire» de petits.

Appartiennent aussi à la catégorie à symétrie bilatérale les espèces à 10 faisceaux, tels : *Ephedra foliata* BOISS., *E. fragilis* DESF., *E. Gerardiana* VALL., *E. equisetina* BGE., *E. americana* H. ET B., *E. triandra* TUL., *E. Dumosa* MIER., *E. alata* DEC., *E. aspera* ENGELM.

La fig. 2 représente la manière dont sont groupés ces dix faisceaux : il existe deux «paires» de grands faisceaux, alternant avec deux groupes de trois petits faisceaux ; c'est par les médians de ces groupes de trois petits faisceaux que passe le plan de symétrie foliaire.

Nous avons démontré antérieurement⁵ que chez *Ephedra fragilis* DESF. les quatre gros faisceaux étaient des sympodiques et que la trace foliaire avait pour formule LML caractérisant les groupes des petits faisceaux.

3. L. GEORGE. Contribution à l'étude des Gnétales. Thèse présentée à la Faculté des Sciences de Paris. Série A. No 1272 ; No d'ordre 2141. (1930).

4. C. E. BERTRAND. Théorie du faisceau.

Bull. Sc. Dpt. du Nord. 2e série, 3e année, nos 2, 3, 4 (1939).

5. A. MONOYER. Parcours des faisceaux chez *Ephedra fragilis* DESF.

var. *campylopoda* (C. A. MEYER) STAPP.

Bull. Bot. Lg. I, 5. p. 105. 1937.

2. — MODÈLES A SYMÉTRIE RAYONNÉE.

Cette catégorie comprend les *Ephedra* à 12 et à 15 faisceaux.

Dans les *Ephedra* à 12 faisceaux, nous trouvons (fig. 3) *Ephedra Cossoni* STAPH., *E. pachyclada* BOISS., *E. Przelwalskii* STAPF., *E. trifurcata* TORR., *E. Torreyana* WATS.

Les faisceaux sont groupés par deux et une «paire» de gros faisceaux alterne régulièrement avec une «paire» de petits faisceaux.

Ces faisceaux sont disposés comme dans la fig. 3 et par les «paires» de petits faisceaux passent les trois plans de symétrie foliaire.

Dans les *Ephedra* à 15 faisceaux on trouve *Ephedra Ochreate* MIERS. dont les faisceaux sont disposés ainsi que l'indique la figure 4, les trois plans de symétrie foliaire passant par le médian de chaque trace.

Dans les *Ephedra* à 20 faisceaux, modèle que nous avons rencontré chez un individu de *Ephedra fragilis* DESF. var. *campilopoda* (C. A. MEYER) STAPF., il existe deux plans de symétrie perpendiculaires entre-eux.

Les traces foliaires ont trois nervures et sont au nombre de quatre par entre-nœud. C'est par les médians antérieurs et postérieurs d'une part et par les médians latéraux gauches et droits d'autre part, que passent les deux plans de symétrie.

CONCLUSIONS

En comparant entre elles les figures schématiques 1, 2, 3, 4 et 5 où les faisceaux des deux traces foliaires sont en blanc et les faisceaux sympodiques en pointillé, on comprendra facilement comment la structure des *Ephedra* peut se simplifier ou se compliquer par deux processus :

1^o par la variation du nombre des faisceaux dans chaque trace foliaire : modèles à traces foliaires à deux faisceaux ou à trois faisceaux ;

2^o par la variation de la symétrie : symétrie bilatérale réduisant à deux le nombre des traces foliaires par nœud, symétrie rayonnée donnant naissance à trois ou quatre traces foliaires par nœud.

Certaines espèces se montrent même très plastiques à ce point de vue : *Ephedra californica* possède deux modèles, l'un à 10 faisceaux à symétrie bilatérale et l'autre à 12 faisceaux à symétrie rayonnée ; *Ephedra nevadensis* possède un modèle à symétrie bilatérale comprenant 10 faisceaux et un autre à symétrie rayonnée comportant 15 faisceaux.

Dans ces conditions il devient très difficile de se baser sur ce caractère pour établir une classification, d'autant que parfois on peut trouver réunis dans divers rameaux et sous des symétries variables, les différents modèles que l'on décrit habituellement comme caractéristiques d'espèces diverses.

Liège, le 12 juin 1938.

UNIVERSITÉ DE LIÈGE
Laboratoire de Botanique Systématique
et de Morphologie Végétale

Explication des figures.

Les cinq figures représentent des coupes transversales schématisées dans les entre-nœuds d'*Ephedra* à symétries diverses.

On a représenté les faisceaux foliaires en blanc ; les faisceaux sym-podiques en pointillés.

L'orientation est celle qui a été définie au début de cette note.

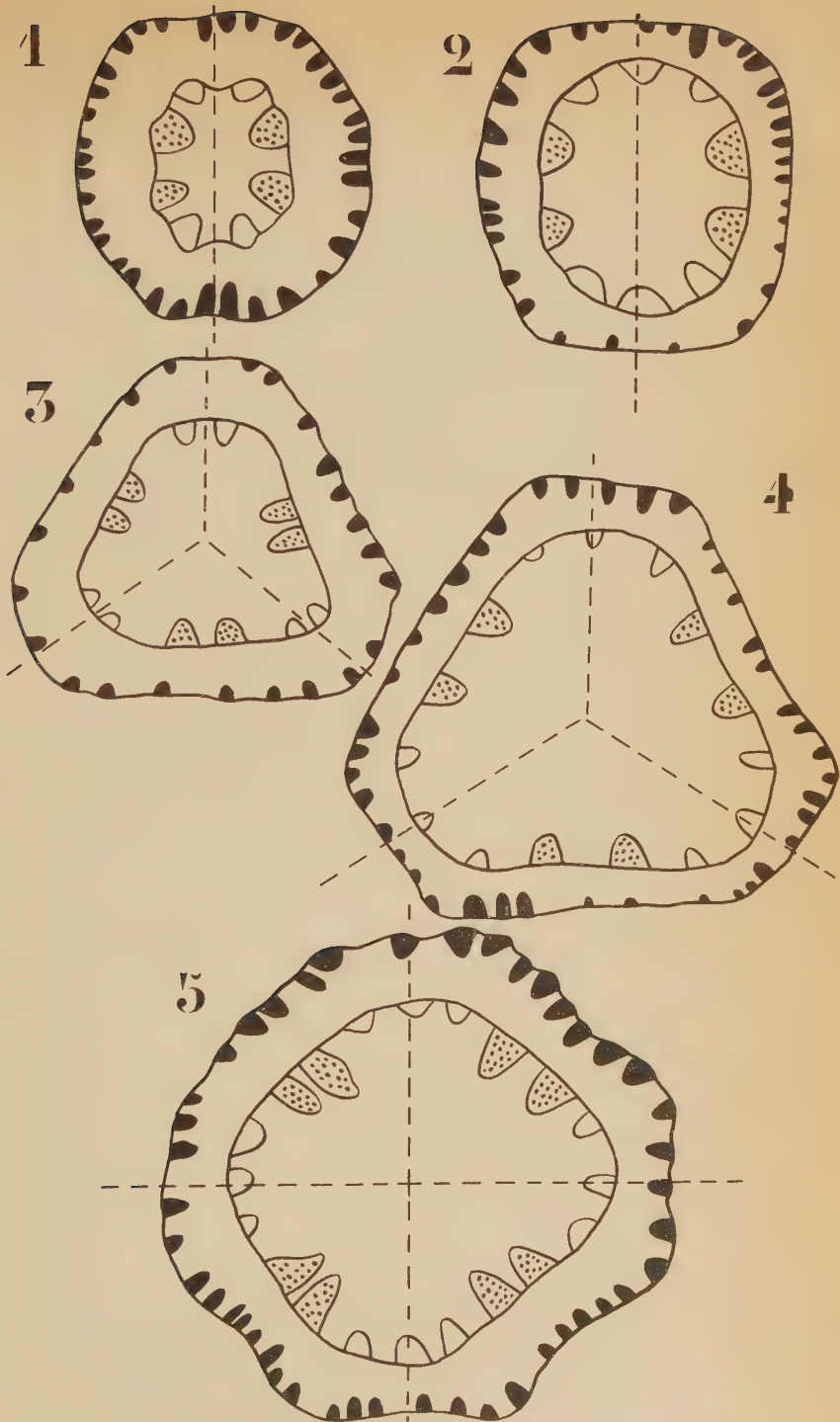
Fig. 1. — Modèle d'*Ephedra* à 8 faisceaux et à symétrie bilatérale ; le plan de symétrie passe par les "paires" de faisceaux en blanc, c'est-à-dire les foliaires. La trace foliaire ne comprend que deux faisceaux. Les feuilles étant distiques, il y a quatre faisceaux foliaires par entre-nœud.

Fig. 2. — Modèle d'*Ephedra* à 10 faisceaux et à symétrie bilatérale ; la trace foliaire comprend trois faisceaux, le plan de symétrie passe par les médians des deux traces foliaires opposées.

Fig. 3. — Modèle d'*Ephedra* à symétrie rayonnée et 12 faisceaux ; tige tristique. Les traces foliaires comprennent chacune deux faisceaux et sont au nombre de trois.
Par chacune d'elles passe un plan de symétrie différent.

Fig. 4. — Modèle d'*Ephedra* à symétrie rayonnée et à 15 faisceaux.
Les traces foliaires sont formées de trois faisceaux ; elles sont au nombre de trois et par le médian de chacune d'elles passe un plan de symétrie différent.

Fig. 5. — Modèle d'*Ephedra* à 20 faisceaux, tige tétrastique.
Les traces foliaires sont au nombre de quatre par segments. Elles ont chacune trois faisceaux ; il existe deux plans de symétrie perpendiculaires entre eux et passant par les médians antérieur et postérieur d'une part et par les médians latéraux gauche et droit d'autre part.



Modèles vasculaires de symétries différentes dans le genre *Ephedra*.

LE JEUNIA

BULLETIN

DES

BOTANISTES LIÉGEOIS

Tome II

Fascicule 5

Juillet 1938

Editions J. D. L.

LES FAISCEAUX ACROLYSES DES GNÉTALES

par

ARMAND MONOYER

INTRODUCTION.

Dans une publication antérieure ¹, nous avons rencontré les différentes théories émises sur la position systématique des *Ephedra*.

Nous avons d'autre part montré combien la théorie foliaire de A. GRAVIS permettait d'élucider rapidement la structure anatomique de *Ephedra fragilis* DESF.

Aujourd'hui nous appliquerons cette théorie à une autre espèce d'*Ephedra* particulièrement intéressante : *Ephedra altissima* DESF.

Dans sa remarquable thèse sur les Gnétales ², L. GEORGE s'exprime ainsi à propos de *Ephedra altissima* DESF. «il y a quinze faisceaux libéro-ligneux : 3 paires de grands et 3 groupes de trois petits alternant régulièrement» ; nous en concluons l'existence d'une symétrie ternaire dans l'exemplaire envisagé par l'auteur français.

Nous avons en effet rencontré chez cette espèce des tiges à feuilles disposées en verticilles de trois, les feuilles de chaque verticille alternant régulièrement avec les feuilles des deux verticilles immédiatement voisins, c'est-à-dire des tiges à symétrie ternaire.

C'est vraisemblablement une tige semblable que L. GEORGE décrit par la phrase rapportée ci-dessus.

1. A. MONOYER. Parcours des faisceaux chez *Ephedra fragilis* DESF. var. *campylopoda* (C. A. MEYER) STAPP.
Bull. Bot. Lg. I, 5. p. 105.
2. L. GEORGE. Contribution à l'étude des Gnétales. Thèse présentée à la Faculté des Sciences de Paris. Série A. No 1272 ; No d'ordre 2141. (1930).

Cependant cet auteur représente — p. 47 de son mémoire, fig. 7 — une coupe transversale, au niveau du nœud, qui ne peut appartenir à pareille tige, mais provient évidemment d'une tige à symétrie vasculaire bilatérale, puisque cette tige portait des feuilles opposées, ainsi qu'elles sont du reste figurées par l'auteur.

Il existe en effet des rameaux à symétrie bilatérale et à feuilles opposées décussées.

Nous décrivons successivement le parcours chez ces deux modèles d'*Ephedra altissima*.

Ephedra altissima DESF.

1. — MODÈLE DISTIQUE.

Une coupe transversale exécutée immédiatement sous le bourgeon terminal et passant un peu au dessus de l'insertion des deux feuilles épanouies les plus élevées (entre-nœud n plus 2, n plus 3) montre que chacune de ces feuilles, près de leur insertion, ne possède que deux faisceaux désignés par L L sur la figure 1.

De son côté, la tige possède une stèle centrale comprenant 8 faisceaux parmi lesquels on en distingue deux « paires » de plus gros qui sont les sympodiques gauches SS et les sympodiques droits SS. Les quatre faisceaux restant sont des foliaires, ils sont groupés en croix avec les sympodiques, deux sont antérieurs $L^{n \text{ plus } 2}$, $L^{n \text{ plus } 2}$, deux sont postérieurs, $L^{n \text{ plus } 3}$, $L^{n \text{ plus } 3}$.

L'étude anatomique, coupe par coupe, montre que ces petits faisceaux descendent directement des feuilles et parcourent tout un segment de la tige à l'intérieur de la stèle. Après quoi, ils se jettent dans les sympodiques S, à la faveur de la ceinture vasculaire nodale du nœud précédent, tandis que les foliaires de ce nœud pénètrent dans la stèle en écartant les sympodiques qui dès lors se groupent par paires antérieures et postérieures ; la paire antérieure étant formée, comme la paire postérieure, d'un sympodique appartenant à la paire latérale gauche et d'un sympodique appartenant à la paire latérale droite du nœud suivant.

Des coupes effectuées plus bas soit dans l'entre-nœud (n , n plus 1) présentent une stèle qui contient à ce niveau un 9^e faisceau, très petit, situé entre les deux $L^{n \text{ plus } 1}$, $L^{n \text{ plus } 1}$ de droite (fig. 2).

Ce petit faisceau n'a pas de prolongement dans le limbe foliaire.

L'étude d'autres exemplaires d'*Ephedra altissima* distiques nous a montré la présence très fréquente de ce faisceau impair.

La situation de ce petit faisceau étant exactement celle du faisceau médian M des espèces à feuilles trinerviées, comme *Ephedra fragilis*, et son parcours dans la stèle étant identique, il semble bien qu'on doive le

considérer comme un faisceau médian dont les portions supérieures sont atrophiées dans les *Ephedra* à feuilles binerviées.

Par suite nous pouvons légitimement considérer les deux faisceaux des feuilles des *Ephedra* à limbe binervié comme des latéraux et non comme un médian subdivisé ; c'est pourquoi nous les avons appelés L et L.

La connaissance de ce phénomène d'atrophie, par le haut, des faisceaux foliaires est indispensable pour pouvoir interpréter certains parcours et dénommer correctement les faisceaux qui le constituent.

Nous avons longuement insisté sur ce point, qui a fait l'un des objets principaux traités dans notre thèse sur l'anatomie du genre *Scirpus*.

Frappés de l'importance du phénomène et de sa généralité nous avons dès 1933, proposé de le désigner par le terme «Acrolyse»³.

Déjà antérieurement, nous avons signalé l'existence de pareils faisceaux sans relation «actuelle» avec les feuilles et nous avons émis l'hypothèse qu'ils représentaient des faisceaux gemmaires ou foliaires ayant perdu leur portion supérieure par suite de l'atrophie des organes auxquels ils se rendaient⁴.

Il est remarquable de constater que les deux plantes pourtant si éloignées au point de vue phylétique chez lesquels nous avons, à dix années de distance, rencontré des faisceaux «acrolysés» soient toutes deux des plantes réunies par les morphologistes-éthologistes sous l'étiquette «plantetes aphyllés».

Ceci est une preuve de plus que, ainsi que nous l'avons toujours soutenu, l'acrolyse est liée à l'aphyllie.

Depuis l'époque où nous avons pour la première fois proposé et défini l'expression «faisceaux acrolysés» les anatomistes ont constaté l'existence du phénomène de l'acrolyse dans différentes plantes et notre terminologie a été adoptée.

Voir à ce propos : A. GRAVIS, Observations anatomiques et éthologiques sur les Cactacées et les Lemnacées. Extr. des Mém. Acad. Roy. Belg. Sc. in 8°, 2^e série, T. XIV - 1935.

Etant admis l'existence chez *Ephedra altissima* de faisceaux médians acrolysés, il devient très simple d'interpréter le parcours vasculaire en dénommant les faisceaux de la manière qu'il est indiqué dans les coupes représentées fig. 1 et 2.

3. A. MONOYER. Contribution à l'Anatomie du genre *Scirpus*.

Ext. Mém. Soc. Roy. Sciences Lg. 3^e série T. XVIII. p. 34. (1933).

4. A. MONOYER. Anatomie comparée du *Scirpus sylvaticus* L. et du *Scirpus lacustris* L. Son importance au point de vue Lamarckien.

Soc. Roy. Bot. Belg. T. LXI, fasc. 2, p. 175. 1929.

2. — MODÈLE TRISTIQUE.

Les tiges tristiques sont de diamètre beaucoup plus fort que les tiges distiques, elles possèdent trois feuilles par nœud.

La coupe transversale fig. 3 passe près de l'insertion des trois feuilles. Les feuilles ne contiennent que deux nervures L et L. Cependant la tige contient trois traces foliaires constituées chacune par trois faisceaux.

L'étude du parcours démontre qu'il s'agit bien de traces foliaires formées de deux faisceaux latéraux L. L. encadrant un médian M qui, sans contact avec la feuille, est donc un faisceau acrolysé semblable à celui que nous avons rencontré dans le modèle distique.

CONCLUSIONS

Il semble bien que la trace foliaire trifasciculée de modèle L M L soit primitive par rapport à la trace bifasciculée L L qui ne serait qu'un modèle réduit résultant de l'acrolyse des médians.

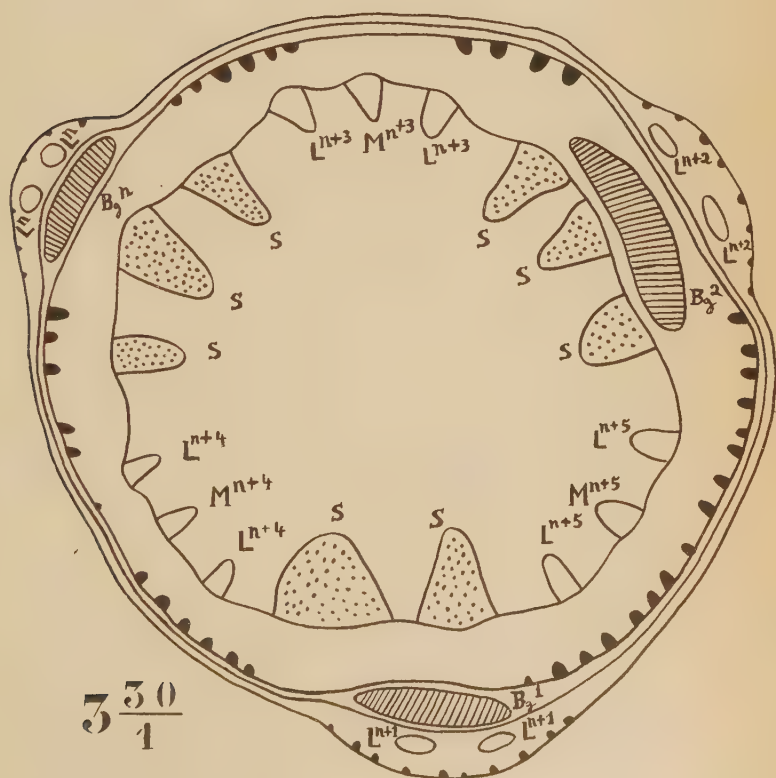
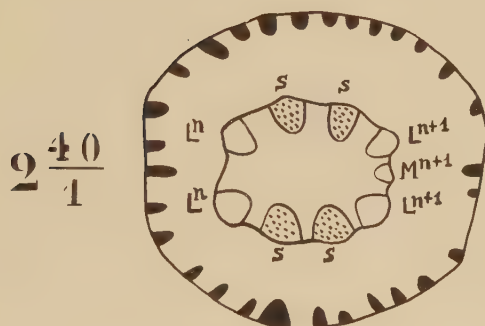
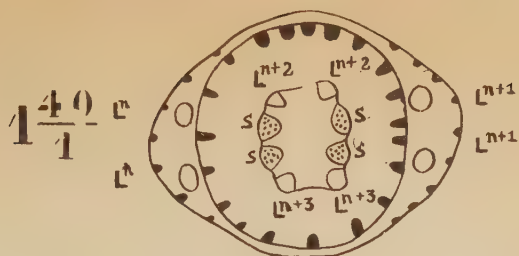
Liège, le 12 juin 1938.

UNIVERSITÉ DE LIÈGE
Laboratoire de Botanique Systématique
et de Morphologie Végétale

Explication de la planche.

Dans toutes les figures les faisceaux foliaires sont en blanc, les sympodiques en pointillé.

- Fig. 1. — Coupe transversale dans une tige d'*Ephedra altissima* exécutée juste sous le bourgeon terminal et passant par les gaines de deux feuilles opposées. Ces feuilles ne contiennent que deux nervures. La stèle centrale contient 8 faisceaux, quatre sympodiques et quatre foliaires, ces derniers répartis en deux traces.
- Fig. 2. — Coupe transversale quelques millimètres sous la précédente. L'une des traces foliaires comporte un petit faisceau médian M.
- Fig. 3. — Coupe transversale dans une tige tristique passant par les gaines de trois feuilles. Ces feuilles sont binerviées, mais leur trace dans la stèle est trinerviée.



LEJEUNIA

BULLETIN

DES

BOTANISTES LIÉGEOIS

Tome II

Fascicule 6

Juillet 1938

Editions J. D. L.

COMPLICATION DU TYPE VASCULAIRE DES EPHEDRA PAR MULTIPLICATION DES PLANS DE SYMÉTRIE CHEZ UN MÊME INDIVIDU.

par

ARMAND MONOYER

Dans une autre note ¹, nous avons attiré l'attention sur l'existence dans le genre *Ephedra* de modèles vasculaires de différentes symétries.

Nous avons même signalé que, ayant rencontré au sein de la même espèce des individus à symétries diverses, nous pensions qu'il devenait aléatoire de se baser sur ce caractère (comportant la numération des faisceaux) pour différencier les espèces.

L. GEORGE ² rapporte qu'elle a rencontré des tiges à dix faisceaux groupés ainsi : deux paires de grands opposées, deux groupes de trois petits opposés ; ces tiges sont donc à symétrie bilatérale comme celle que nous avons décrite précédemment ³.

Le même auteur a aussi rencontré des tiges contenant 12 faisceaux, une paire de grands alternant avec une paire de petits (donc tiges vraisemblablement tristiques).

1. A. MONOYER. Contribution à l'anatomie du genre *Ephedra* ; la symétrie chez les *Ephedra*
Bull. Bot. Lg. T. II, fasc. 4, 1938.

2. L. GEORGE. Contribution à l'étude des Gnétales
Fac. Sc. Un. Paris. Thèse, Série A, no 1272, no d'ordre 2141. p. 61. 1930.

3. A. MONOYER. Parcours des faisceaux chez *Ephedra fragilis* DESF. var. *campylopoda* (C. A. MEYER) STAPF.
Bull. Bot. Lg. T. I, fasc. 5. 1937.

Nous ne pouvons connaître, toutefois, d'après le texte de cet auteur, le nombre de faisceaux que comportaient les feuilles de ces différentes tiges.

De notre côté nous avons, l'an dernier, étudié un *Ephedra fragilis* var. *campylopoda* dont les feuilles contenant trois faisceaux avaient pour formule foliaire LML. Cette année nous avons trouvé partant d'une seule tige d'un autre individu de cette espèce, des ramifications à modèles de symétries très différentes et que l'on peut caractériser en disant que certains rameaux étaient distiques, d'autres tristiques et certains même, tétrastiques.

De plus leurs feuilles ne contenaient que deux faisceaux latéraux, formule foliaire, LL.

Cependant dans la tige la trace foliaire est plus complète et comporte toujours un médian.

Celui-ci n'ayant pas de continuation dans la feuille est un faisceau acrolysé comme celui que nous avons rencontré accidentellement chez *Ephedra altissima* DESF.

MODÈLE DISTIQUE.

Ce sont les tiges les plus grêles. Leurs axes principaux sont de section rectangulaire ; comprimés par les axes secondaires dans le bourgeon, ils conservent cette forme ultérieurement. Les axes secondaires sont en demi-rond, pl. III, fig. 1.

Les feuilles sont très petites, opposées, décussées, et leurs gaines, conniventes deux à deux sont reliées entre-elles par une membrane pellucide.

Le plan de symétrie foliaire coïncide avec le plus petit axe de la section.

Chaque feuille ne contient que deux faisceaux LL, pl. IV, fig. 1, et dès leur entrée dans la tige, apparaît, entre-eux, le médian acrolysé.

Ainsi malgré une grande différence entre la formule foliaire de cet individu et celle d'un *Ephedra* de même espèce mais à feuille trinerviée, la formule vasculaire caractérisant la tige reste la même : elle comporte pour chaque entre-nœud, quatre faisceaux sympodiques S plus proches de l'axe que les six faisceaux foliaires répartis en deux traces foliaires de formule LML, se faisant vis-à-vis, pl. IV, fig. 1.

Quant au parcours des faisceaux dans la tige, il est identique à celui que nous avons décrit chez les *Ephedra* de même espèce à feuille binerviée : les foliaires parcourant un segment complet avant de s'anastomoser, au nœud du niveau immédiatement inférieur, avec les faisceaux sympodiques S.

C'est également à ces faisceaux sympodiques que se fusionnent les nombreux gemmaires provenant des faisceaux latéraux.

MODÈLE TRISTIQUE.

Les tiges à symétrie ternaire sont, en raison du principe mécanique de triangulation, moins flexibles que celles à symétrie binaire. Leur section n'est pas tout à fait triangulaire cependant comme on pourrait le croire, mais hexagonale : trois petites faces alternant régulièrement avec trois grandes faces.

Il existe trois feuilles par nœud et ces feuilles alternent avec les feuilles du nœud immédiatement supérieur ou inférieur, pl. III, fig. 2.

Les feuilles sont insérées sur les grandes faces de leur segment propre et leur plan de symétrie coïncide avec les médianes des grands côtés de l'hexagone de section.

Il s'en suit que l'ensemble de l'axe a l'aspect d'une colonne prismatique formée de segments superposés dont les grandes faces de l'un alternent régulièrement avec les petites faces des segments contigus.

Les petits rameaux ont la même section en demi-rond que ceux du modèle distique. Dans le bourgeon ils sont appliqués sur les petites faces du prisme hexagonal formé par l'axe principal.

Ainsi qu'on peut s'en rendre compte d'après la fig. 2, pl. IV, ces rameaux latéraux contiennent 10 faisceaux ; ils ont une symétrie bilatérale et la même formule vasculaire que les tiges distiques décrites plus haut.

La tige principale, elle, contient 15 faisceaux, trois paires de gros faisceaux sympodiques alternant avec trois groupes de trois petits faisceaux foliaires, constituant trois traces foliaires.

Les feuilles n'ont que deux faisceaux L.L.

D'après ce que nous avons vu dans *Ephedra*, nous pensons qu'ici aussi nous nous trouvons en face d'un cas d'acrolyse et que les trois traces foliaires doivent avoir pour formule LML. Nous sommes d'autant plus fondés à interpréter ainsi ces traces foliaires qui contiennent un faisceau de plus que la feuille correspondante, que L. GEORGE a rencontré, ainsi que nous l'avons dit plus haut, un individu d'*Ephedra fragilis* dont les tiges elles aussi ne contenaient comme faisceaux foliaires que des L groupés par paires.

On se trouvait donc alors dans un cas d'acrolyse plus poussée que dans l'exemplaire que nous avons rencontré nous-même.

MODÈLE TÉTRASTIQUE.

Les pousses appartenant à ce modèle se distinguent très facilement des autres par leur port extrêmement érigé qui les «sort» du buisson formé par l'ensemble de la plante.

Pas plus que nous n'avons trouvé dans le modèle tristique une tige vraiment triangulaire, pas plus ici, nous ne trouvons une tige vraiment «carrée», bien qu'à un examen superficiel les tiges paraissent telles.

En réalité elles sont de section octogonale et présentent quatre grandes faces alternant avec quatre petites faces, pl III, fig. 3.

Les feuilles sont groupées par quatre à chaque nœud et en alternance d'un nœud à l'autre nœud ; elles sont insérées sur les petites faces.

Les prismes octogonaux formés par chaque segment, sont superposés comme il a été dit pour le modèle tristique.

L'extrême complication que peut revêtir un type vasculaire déterminé lorsque ses unités foliaires sont multipliées par la constitution d'un modèle à symétrie tétrastique est bien visible sur la fig. 3, pl. IV.

L'entre-nœud d'un pareil modèle contient 20 faisceaux répartis comme suit : quatre groupes de 3 petits faisceaux foliaires alternant avec quatre paires de gros faisceaux sympodiques.

Les rameaux latéraux sont du modèle distique à 10 faisceaux comme, du reste, les rameaux latéraux du modèle tristique.

CONCLUSIONS

1) Malgré la complication due à l'existence de modèles d'ordre plus élevé résultant de l'augmentation du nombre des plans de symétrie, le type vasculaire *Ephedra* reste identique à lui-même.

2) L'existence d'*Ephedra* à feuilles binerviées, c'est-à-dire sans faisceau médian, n'altère en rien le parcours vasculaire dont le nombre des faisceaux, par trace foliaire, dans la tige n'est pas moindre que dans les *Ephedra* à feuilles trinerviées, les faisceaux manquant dans les feuilles se retrouvant dans la tige sous forme de faisceaux acrolysés.

Liège, le 12 juin 1938.

UNIVERSITÉ DE LIÈGE
Laboratoire de Botanique Systématique
et de Morphologie Végétale

Explications des planches.

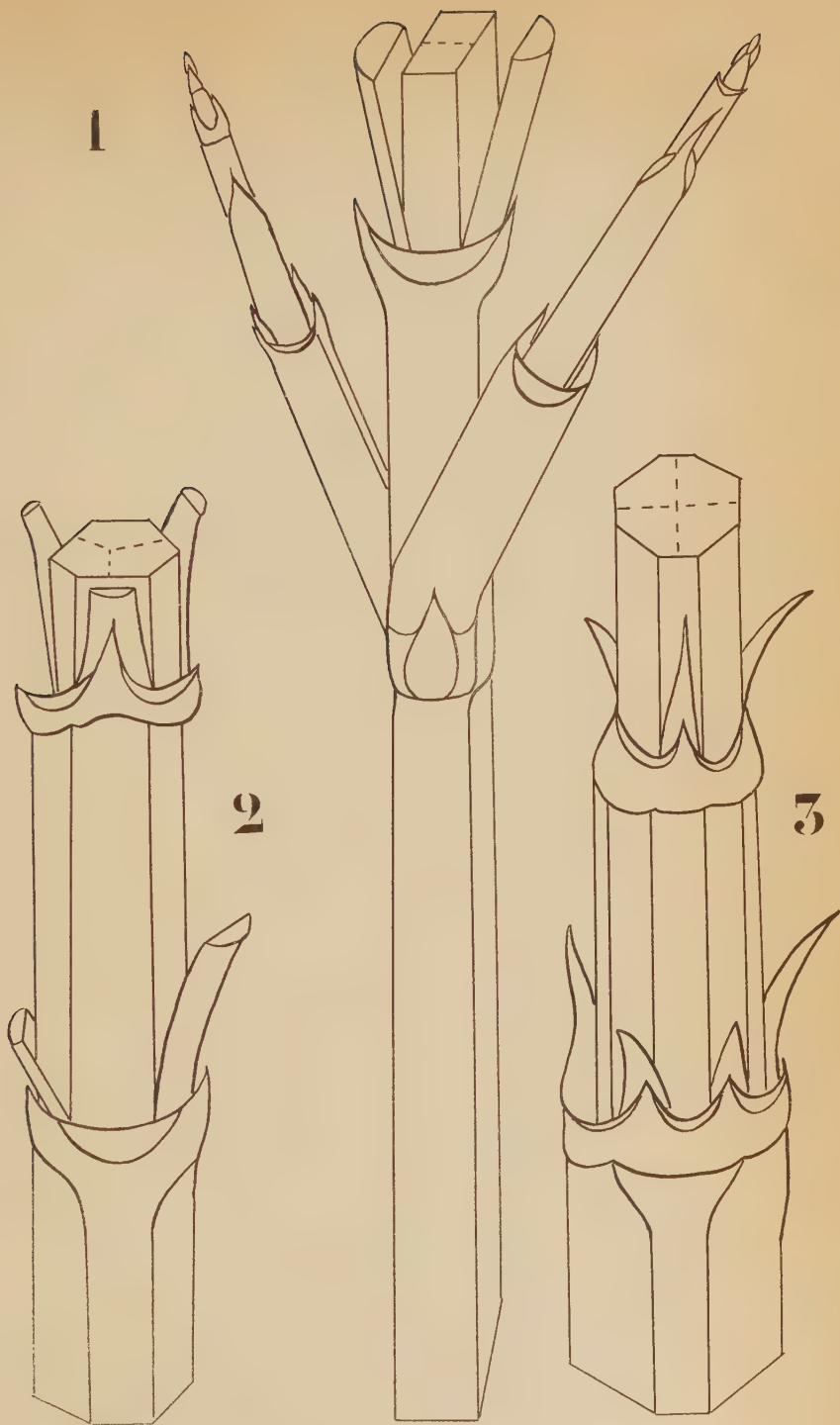
PLANCHE III. — *Ephedra fragilis* DESF.

- Fig. 1. Morphologie externe d'une tige binaire.
Fig. 2. Morphologie externe d'une tige à symétrie ternaire.
Fig. 3. Morphologie externe d'une tige tétrastique.

PLANCHE IV. — *Ephedra fragilis* DESF.

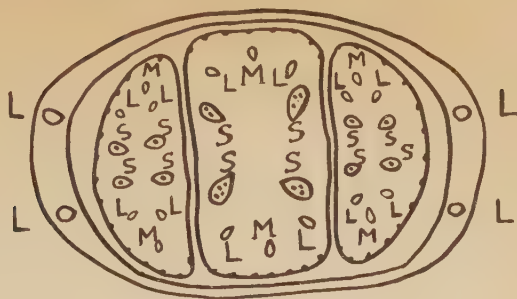
Coupes transversales des exemplaires figurés à la planche I.

- Fig. 1. Coupe transversale dans la région voisine d'un nœud, dans un exemplaire distique. On remarquera que l'entre-nœud contient quatre faisceaux sympodiques S et deux traces foliaires LML, de même que les rameaux latéraux.
- Fig. 2. Idem, mais dans un exemplaire tristique. Ici il existe 6 faisceaux sympodiques S et trois traces foliaires complètes, LML ; cependant les rameaux latéraux restent du type distique ; les feuilles n'ont que deux nervures L.L.
- Fig. 3. Idem, mais dans un exemplaire tétrastique. On voit quatre traces foliaires complètes LML et 8 faisceaux sympodiques S. Malgré l'existence de traces foliaires trifasciculées dans la tige, les feuilles n'ont cependant, ici aussi, que deux nervures LL. Les rameaux latéraux sont du type distique.

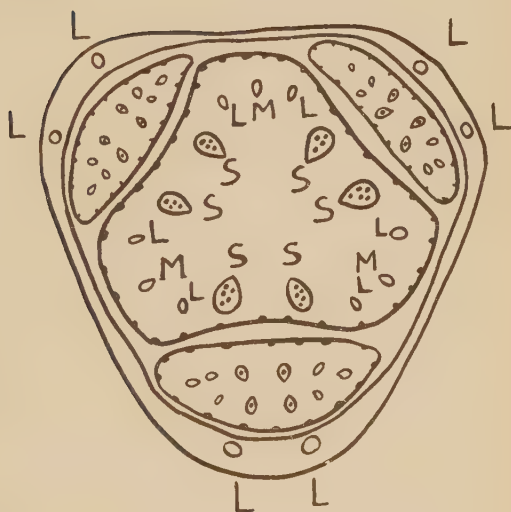


Trois modèles de symétries différentes chez *Ephedra fragilis* DESF.
var. *Campylopoda* (C. A. MEYER) STAPP. 7/1.

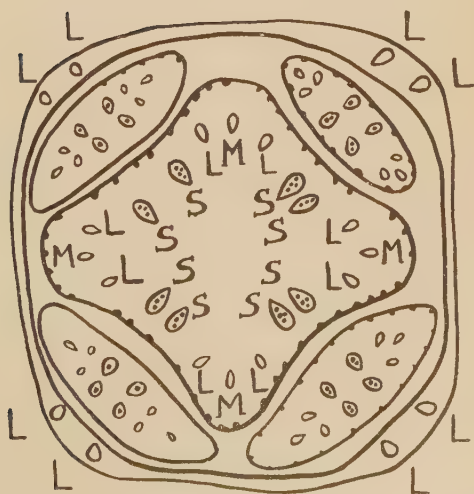
1



2



3



Trois modèles de parcours vasculaires de symétries différentes chez *Ephedra fragilis* DESF. var. *Campylopoda* (C. A. MEYER) STAPP. 25/1.

LE JEUNIA

BULLETIN

DES

BOTANISTES LIÉGEOIS

Tome II

Fascicule 7

Décembre 1938

Editions J. D. L.

DISPERSION DE *EMPETRUM NIGRUM* L. EN BELGIQUE

par

FREDDY DARIMONT.

INTRODUCTION.

La liste la plus complète de stations de *Empetrum nigrum* est réunie dans le «Prodrome de la Flore Belge»¹. Cet ouvrage date de 1907. Depuis lors de nombreuses autres stations en ont été découvertes, surtout dans les cantons rédimés. Nous avons eu l'occasion cette année de revoir plusieurs stations de cette plante. Nous en avons profité pour mettre au point l'état de nos connaissances au sujet de la dispersion de *Empetrum nigrum* L. dans notre pays.

L. HAUMAN ET S. BALLE² lui attribuent la distribution géographique suivante : **District Ardennais**, **District Jurassique** et, avec doute, **District Poldérien**. Nous allons revoir successivement les stations de *Empetrum* dans ces 3 régions.

1. DE WILDEMAN E. et DURAND Th. — Prodrome de la Flore Belge (1898-1907). T. III Phanérogames (par Th. Durand, 1900-1903) p. 390.

2. HAUMAN L. et BALLE S. — Catalogue des Ptéridophytes et Phanérogames de la Flore Belge. (Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. suppl. au T. LXVI, 1934).

DISTRICT ARDENNAIS.

I. PLATEAU DES HAUTES-FAGNES (Baraque-Michel).

En 1813, LEJEUNE découvrait pour la première fois dans les provinces belges, une station d'*Empetrum nigrum* L. entre Sart et Jalhay. Cette station n'a pas été revue.

Après la création, sur le Plateau de la Baraque-Michel, de la Station Scientifique du Mont-Rigi, une exploration méthodique de la Fagne a permis d'ajouter de nombreuses stations d'*Empetrum* aux quelques-unes connues déjà par le Professeur LÉON FREDERICQ.

1. Fagne Wallonne. — Une dizaine de stations d'*Empetrum* sont dispersées dans la Fagne Wallonne. La plante y forme tantôt des plages étendues en rampant sur le tapis de *Sphagnum*, tantôt des touffes denses parmi une végétation où dominent les Ericacées : *Calluna vulgaris* (L.) HULL., *Erica tetralix* L., *Andromeda polifolia* L., *Oxycoccus quadripetalus* GILIB., *Vaccinium myrtillus* L. Ces stations ont été repérées par MM. l'ABBÉ TOUSSAINT, LÉON FREDERICQ, R. BOUILLENNE et ses collaborateurs.

2. Fagnes de Cléray. — Deux stations d'*Empetrum* étaient connues entre Cléray et le Grand Haard (ABBÉ TOUSSAINT et LÉON FREDERICQ), une autre près du Schwarzbach (L. FREDERICQ, 1926), lorsque en 1930, R. et M. BOUILLENNE et P. PREVOT découvrirent dans les Fagnes de Cléray de nombreuses plages de cette plante réputée rarissime. Dans ces fagnes l'*Empetrum nigrum* L. fait partie du complexe phytosociologique. Il entre comme plante exclusive dans un *Calluneto-Eriophoretum vaginati* sur *Sphagnetum* en coussinets³.

3. Fagne du Polleuzbach. — Derrière la Station Scientifique du Mont-Rigi, MM. R. BOUILLENNE et J. GOFFART découvraient en 1928 une station d'*Empetrum* parmi *Erica tetralix* L. et *Calluna vulgaris* (L.) HULL. sur fond de *Sphagnum*.

4. Fagnes de Botrange. — Au cours de l'herborisation générale de la Société Royale de Botanique dans les Fagnes de la Baraque-Michel en 1934, un jeune plant d'*Empetrum* fut découvert sur le flanc Sud du point culminant de Botrange⁴.

3. BOUILLENNE R. et M. et PREVOT P. — Une association végétale à *Empetrum* dans les Fagnes de Cléray. (Bull. Classe Sc. Ac. Roy. Belg., 5e série, T. XVII, no 4, p. 570).

4. — BOUILLENNE R. — Compte-rendu Herb. Générale dans les Fagnes de la Baraque-Michel. 1 et 2/7/34 (Bull. Soc. Roy. Bot. Belg., T. LXVIII, fasc. I, 1935).

5. Tourbière Royale. — C'est une belle tourbière de sommet qui s'étend à droite de la route d'Eupen à Montjoie. La tourbe y atteint jusqu'à 7 mètres d'épaisseur. L'étude phytosociologique n'en a pas encore été entreprise. Elle est couverte d'une végétation de *Calluna vulgaris* (L.) HULL., *Erica tetralix* L., *Oxycoccus quadripetalus* GILIB., *Andromeda polifolia* L., *Eriophorum vaginatum* L. et *E. polystachyum* L., *Narthecium ossifragum* (L.) HUDS., sur fond de *Sphagnum* div. sp., *Polytrichum* div. sp. et *Leucobrium glaucum* en coussinets. Les lichens abondent. Elle présente des plages nues («Slenken» des auteurs germaniques), à *Rhynchospora alba* (L.) VAHL.; *Drosera rotundifolia* L. colonise les coussins de *Sphagnum*, et il est particulièrement abondant en bordure des «Slenken».

En certains endroits *Vaccinium myrtillus* L., *V. uliginosum* L. et *V. vitis-idaea* L. constituent des îlots de végétation sous-arbustive. C'est parmi certaines de ces touffes que fut trouvé l'*Empetrum nigrum* L. en 1935.

Les tourbières dont nous venons de parler sont toutes installées sur sous-sol révinien à une altitude variant de 600 à 685 mètres.

6. Vallées de la Warche. — «Sur la pierre plus haut que le Nez de Napoléon, rive gauche de la Warche, un peu en aval de Renarstein» (ABBÉ BASTIN). Revu en 1930 par MM. LÉON FREDERICQ et ARTHUR MARÉCHAL, l'*Empetrum nigrum* L. pousse au sommet de ces quartzophyllades saliniens à l'altitude de 500 mètres en végétation presque exclusive. Il s'insinue jusque dans les fentes de la roche. La végétation environnante est un *Callunetum*.

7. Duso-Moupa (Mont). — L'*Empetrum* y végète sur quartzites réviniens en haut d'un escarpement de rocs éboulés à l'altitude de 500 mètres (ABBÉ TOUSSAINT).

II. PLATEAU DES TAILLES (Baraque Fraiture).

Les tourbières de la Baraque Fraiture ont été très altérées ; on a beaucoup exploité la tourbe, on a aussi effectué de nombreuses plantations d'Epicéas.

LOCHENIES et TROCH ont signalé l'*Empetrum* de la Baraque Fraiture, CRÉPIN des environs de Samrée. Ces indications sont trop vagues pour que nous puissions certifier qu'elles correspondent aux stations que nous avons vues.

1. Les Petites Tailles. — A droite de la grand'route de Liège à Bastogne, à 2 Km. de la Baraque Fraiture, une haute tourbière s'étend sur plusieurs hectares à 600 mètres d'altitude sur sous-sol salmien⁵.

5. D'après la carte géologique au 1/40000 (levée par M. LOHEST en 1898).

Elle est particulièrement humide : en août, une nappe d'eau de 10 cm. d'épaisseur séjournait uniformément sous la surface de végétation. Dans les parties les plus vivantes, *Erica tetralix* L. et *Eriophorum vaginatum* L. dominant sur un *Sphagnetum* à peu près continu. Ces plantes sont accompagnées de *Oxycoccus quadripetalus* GILIB., *Andromeda polifolia* L., très peu de *Calluna vulgaris* (L.) HULL. Vers le sommet de la tourbière, apparaissent quelques arbrisseaux (Bouleaux, Sorbiers), *Calluna* devient dominant sur une sous-végétation de *Sphagnum* div. sp. et *Leucobrium glaucum* en gros coussins, ainsi que de lichens (*Cladonia silvatica*).

Le tapis végétal est dense ; il n'y a dans cette tourbière que très peu de «slenken». Ils sont colonisés par *Rhynchospora alba* (L.) VAILL. et sur les gros coussins de *Sphagnum* qui les entourent, les *Drosera rotundifolia* L. trouvent des conditions écologiques favorables.

Les talus provenant, sans doute, de l'éboulement des anciennes tranches d'exploitation sont colonisés surtout par des Ericacées : *Vaccinium vitis-idaea* L., *V. myrtillus* L., *V. uliginosum* L., *Oxycoccus quadripetalus* GILIB., *Calluna vulgaris* (L.) HULL. ; *Andromeda polifolia* L. y atteint une taille remarquable et forme de grosses touffes luxuriantes. L'absence de *Molinia caerulea* MOENCH. sur la tourbière, même en bordure des exploitations, est remarquable et due vraisemblablement à la forte teneur en eau de la tourbe et au mauvais drainage des exploitations.

En bordure Est de la tourbière vivante, sur le talus naturel qu'elle crée en s'élevant au-dessus du sol environnant, un vaste tapis d'*Empetrum nigrum* L. s'étend sur une cinquantaine de m² de superficie. Il est accompagné de *Vaccinium uliginosum* L., *V. myrtillus* L., *Andromeda polifolia* L. ; *Empetrum* s'étend jusque sur le tapis de *Sphagnum* très humide au pied du talus.

Cette station fut découverte en août 1938 par M^{me} M. BOUILLENNE et revue par nous en octobre.

2. Samrée. — A gauche de la route qui descend de la Baraque Fraiture vers Samrée, à 600 mètres d'altitude sur terrain gedinnien⁵, M. ARTHUR MARÉCHAL découvrit, en juillet 1906, une station d'*Empetrum nigrum* L. parmi la bruyère sous une association claire de Bouleaux.

III. PLATEAU DE NASSOGNE (Région de Saint-Hubert).

Une grande forêt parsemée de taillis tourbeux et de tourbières déroule ses frondaisons au nord de Saint-Hubert sur grès et schistes coblen-

5. Voir note page précédente.

ciens⁶ à une altitude variant de 500 à 590 mètres. Plusieurs stations d'*Empetrum nigrum* L. y ont été signalées : dans le Bois de St^e-Gertrude entre Grune et Champlon par CRÉPIN, dans la Forêt de Freyre par Ch. BOMMER, dans la Fange-au-Loup (dans la Bonne, à 2 lieues de St-Hubert) par JULIEN, enfin à Saint-Hubert par MATHIEU. Nous estimons qu'il n'y a pas lieu de tenir compte de cette dernière indication qui manque de précision.

1. Bois de Sainte-Gertrude. —

2. Fange-au-Loup dans la Bonne. —

Ces deux stations sont à rechercher.

3. Fange du Rouge Ponceau (dans la Forêt de Freyre). — La Forêt de Freyre est très vaste et il n'est pas possible de dire s'il y a lieu d'identifier la station de BOMMER avec celle découverte en septembre 1909 par M. A. MARÉCHAL dans la Fange du Rouge Ponceau, à gauche de la grand'route de Saint-Hubert à Laroche. Nous avons revu cette fagne cette année. C'est une magnifique fagne boisée d'une forêt claire de Bouleaux. Elle est très humide et couverte d'un tapis de *Sphagnum* presque continu sur lequel rampe *Oxycoccus quadripetalus* GILIB.; *Eriophorum vaginatum* L. y est répandu d'une manière assez homogène en grosses touffes très nombreuses parmi une végétation sous-arbustive de *Calluna vulgaris* (L.) HULL., *Vaccinium myrtillus* L. et de *V. uliginosum* L. qui, vraiment très abondant, y atteint un développement remarquable.

Empetrum nigrum L. couvre une grande surface de cette tourbière ; il prospère en gros coussins denses qui émettent de longs prolongements grêles sur le tapis de *Sphagnum* environnant. Il serait intéressant de faire un relevé phytosociologique de cette tourbière selon les principes modernes de la sociologie végétale, et d'y établir l'indice de présence d'*Empetrum*.

DISTRICT JURASSIQUE

Empetrum nigrum L. fut trouvé à Freylange par TINANT. Cette station n'a pas été retrouvée, sans doute est-elle disparue ainsi que beaucoup d'autres stations de plantes rares signalées dans cette région. Cette disparition est regrettable ; il eut été intéressant d'étudier le complexe végétal dans lequel entraît *Empetrum* dans cette région, la plus méridionale de la Belgique. Cette station était à rapprocher très probablement de celles de Lorraine.

6. D'après la carte géologique au 1/400⁰0 (levée par FORIR et STAINIER en 1900).

DISTRICT POLDÉRIEN.

D'après VAN HAESENDONCK, DONKELAAR père aurait trouvé vers 1840, *Empetrum nigrum* L. dans les environs de Brasschaet (Prodrome de la Flore Belge).

En 1865, CRÉPIN écrivait⁷ : « En Belgique *Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum* et *Juncus filiformis* ont été constatés dans la plaine » basse de la zone campinienne ».

Empetrum nigrum L. pousse en Hollande dans les dunes intérieures décalcifiées. Il forme de gros buissons dans la Frise septentrionale et reste abondant jusque dans les îles de la Frise occidentale.

Il semble bien que dans ses habitats de la plaine côtière, *Empetrum* s'étendait jusqu'en Belgique.

CONCLUSIONS.

1. *Empetrum nigrum* L. exista jadis dans les Districts Jurassique et Poldérien. Il s'y trouvait à la limite de son extension dans deux zones bien définies : d'une part la plaine côtière de la Mer du Nord, d'autre part la Lorraine et l'Europe Centrale.

2. A l'heure actuelle, en Belgique, nous ne connaissons plus de stations certaines d'*Empetrum* qu'en Ardenne. De plus nous constatons que son extension y est limitée aux trois régions que MASSART⁸ groupait en un District Subalpin : Plateau des Hautes-Fagnes, Plateau des Tailles, Plateau de Nassogne.

3. Une étude phytosociologique des fagnes à *Empetrum* qui existent encore dans la Forêt de Freyre permettrait de comparer ces tourbières à celles de Cléfay et apporterait un élément nouveau dans la question de savoir à quel groupe d'associations tourbeuses rattacher les fagnes de notre pays⁹.

4. En Ardenne la distribution d'*Empetrum* paraît simplement liée à la présence de tourbières acides, que celles-ci soient établies sur sous-sol révinien, salmien, gedinnien ou coblencien. En deux endroits seulement, il pousse sur le rocher. Ces stations sont comparables à celles de la Péninsule Scandinave où *Empetrum* se rencontre aussi bien dans les tour-

7. CRÉPIN F. — Bull. Soc. Bot. Belg., T. IV, p. 124 ; 1865.

8. MASSART J. — Esquisse de la Géographie Botanique de la Belgique. (Recueil Inst. Leo Errera, T. VII bis ; Bruxelles 1910).

9. — Question soulevée dans "Une association végétale à *Empetrum*., (voir note 3).

bières que sur le granit. Sa dénomination, d'ailleurs, rappelle ce fait ; *empetros* en grec signifie «qui croît parmi les rochers».

5. Nous avons été amenés plus d'une fois à comparer notre flore à celle des autres pays. Nous ne saurions qu'approuver vivement cette phrase des auteurs du «Catalogue des Ptéridophytes et Phanérogames» : « Notre pays est beaucoup trop petit, son sol et son climat d'un caractère » beaucoup trop intermédiaire, pour qu'il soit possible de faire avec utilité, de la floristique uniquement belge, c'est ce que l'on a fait trop souvent, c'est ce qu'il est désirable qu'on ne fasse plus. » Nous ajoutons que seul l'apport de considérations écologiques et phytosociologiques permettra d'établir des coordinations phytiques fructueuses avec les pays voisins.

6. Enfin, nous ne saurions trop insister sur la nécessité de fournir des renseignements détaillés sur les stations de plantes intéressantes. Nous comprenons parfaitement le désir des anciens botanistes de soustraire les raretés qu'ils découvriraient, à la rage de leurs confrères de tout mettre en herbier. Maintenant que cet engouement est passé, on peut sans danger pour elles dévoiler les raretés de notre flore. La précision est indispensable pour établir l'aire de dispersion de telle ou telle plante et pour en tirer des conclusions phytogéographiques.

Pour terminer cette petite note, il nous est agréable d'exprimer toute notre gratitude à Monsieur le Professeur R. BOUILLENNE qui nous a initié aux problèmes multiples soulevés par la végétation des Hauts-Plateaux belges.

Toute notre reconnaissance va aussi à Monsieur A. MARÉCHAL pour les conseils précieux qu'il nous a prodigués au cours de la rédaction de cette note.

STATION SCIENTIFIQUE DU MONT RIGI

ET

Laboratoire de Botanique Systématique
et de Morphologie Végétale

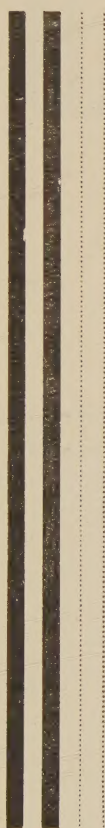
UNIVERSITÉ DE LIÈGE

le 23 Octobre 1938.



RAFFINERIE TIRLEMONTTOISE

TIRLEMONT



EXIGEZ LE SUCRE SCIÉ
RANGÉ EN BOITE DE

1 KILO

